Continued
Paper

Band 34, Heft 2 (P. 178) Dezember 1952

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

Eu. 270
SEPARATE

Begründet von K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON

W. ZWÖLFER
Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie an der Universität München

Mit 80 Abbildungen

PAUL PAREY IN BERLIN UND HAMBURG

Z. ang. Ent. Bd. 34 **Heft 2** *S. 145—312 Bln. 1952*

Inhalt

Originalaufsätze

Die Erforschung des Nestes der Blattschneider-Ameise *Atta sexdens rubropilosa* Forel. Teil I. Von Meinhard Jacoby, Mendes, E. Rio. Mit 25 Abbildungen 145

Fraß von Lepidopteren im Kambium gesunder Kiefern in Mittel- und Nordamerika. Von Günther Becker, Berlin-Dahlem. Mit 3 Abbildungen . . . 170

Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. Teil I. Von Erwin Schimitschek, Wien. Mit 6 Abbildungen 178

Untersuchungen über den „Eisernen Bestand" von Kiefernspanner *(Bupalus piniarius* L.*)*, Forleule *(Panolis flammea* Schiff.*)* und Kiefernschwärmer *(Hyloicus pinastri* L.*)*. Von F. Schwerdtfeger. Mit 23 Abbildungen und 48 Tabellen 216

A new mode of copulation in the short-horned grasshoppers *(Orthoptera, Acridiidae)*. By Kailash Nath Katiyar, M. Sc. With 3 Text-figures . . . 284

Über den Brutpflegeinstinkt sozialparasitischer Ameisenweibchen. Von Karl Hölldobler, Ochsenfurt. 291

Die Tachine *Carcelia processioneae* Rtzbg. als Parasit des Kiefernprozessionsspinners *Cnethocampa pinivora* Tr. Von Hellmuth Gäbler, Spechtshausen. Mit 3 Abbildungen 294

Der „schwarze Nutzholzborkenkäfer", *Xylosandrus germanus* Blandf., ein neuer Schädling in Deutschland. Von Franz Groschke, München. Mit 10 Abbildungen 297

Zur Biologie und Morphologie des Schwarzen Triebrüßlers *Ceuthorrhynchus picitarsis* Gyll., mit differentialdiagnostischen Angaben zur Unterscheidung der Larven von *Ceuthorrhynchus napi* Gyll., *C. quadridens* Panz. und *C. picitarsis* Gyll. Von Gudo Dosse, Stuttgart-Hohenheim. Mit 7 Abbildungen 303

Schriftleitung: Professor Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb. Manuskripte sind nur an den Herrn Herausgeber zu schicken.

Honorierung: Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Bei Abbildungen wird gebeten, sich auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Arbeit ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse anzufügen. Das Honorar beträgt je Bogen 32,— DM, mehr als 3 Bogen werden nicht honoriert. Der von Abbildungen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen werden nicht honoriert.

Erscheinungsweise: Jährlich erscheint 1 Band zu 4 Heften im Gesamtumfang von etwa 40 Bogen. Das Abonnement verpflichtet zum Bezug eines ganzen Bandes. Es verlängert sich jeweils, falls nicht spätestens unverzüglich nach Eingang der letzten Lieferung des berechneten Bandes Abbestellung erfolgt.

Sonderabdrucke: Von Originalaufsätzen werden auf Wunsch 20 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung gestellt, von Doktorarbeiten 50. Mehrbedarf kann gegen Berechnung geliefert werden.

Abonnementspreis dieses Heftes 30,80 DM **Einzelpreis 33,80 DM**

Die Erforschung des Nestes der Blattschneider-Ameise *Atta sexdens rubropilosa* Forel

(mittels des Ausgußverfahrens in Zement)

Teil I

Von

Meinhard Jacoby, Mendes, E. Rio

Mit 25 Abbildungen

Inhaltsübersicht: Zur Einführung: Begründung des Ausgußverfahrens S. 145 — 1. Beschreibung des Verfahrens S. 146 — 2. Die benötigten Arbeitskräfte und Geräte S. 150 — 3. Wie das Abgraben vorgenommen werden soll S. 151 — 4. Die sieben ausgegossenen und abgegrabenen Baue S. 153 — 5. Die Entdeckungen im oberen Teil des Nestes S. 157 — 6. Die Kanäle im oberen Teil S. 158 — a) Die Verbindungen der Nestöffnungen untereinander S. 158 — b) Die zentralen Kanäle S. 161 — c) Die Schleppkanäle S. 162 — d) Die Randkanäle und die Lufterneuerung S. 164 — e) Die 3 Formen der Kanäle und der Satz $2\pi r$ S. 165 — f) Die sogen. Haupt- oder Meisterkanäle gibt es nicht S. 166 — 7. Das Ringsystem S. 167 — Die Kammern im oberen Teil S. 168 — 9. Besonderheiten und Nichtgeklärtes S. 168 — Zusammenfassung der Ergebnisse S. 169.

Begründung des Ausgußverfahrens

Zwecks Bekämpfung der *Atta* wurden von je zahllose Baue ausgegraben, aber roh mit Hacke und Schaufel. Für das Studium der Nestanlage hat man sich mehr Mühe gegeben, indem man im Abstand von 50 zu 50 cm die Erde in senkrechten Schnitten abgrub (Stahel und Gejskes, Surinam[1]). Aber auch diese Methode war unzulänglich, weil an den Schnittflächen jedesmal nur eine Stelle der Kanäle erscheint und diese, je nach der Richtung der Kanäle, in verschiedenen Projektionen. Hierbei ist weder Herkunft, noch weiterer Verlauf der Kanäle festzustellen, was die bei weitem wichtigste Aufgabe der Erforschung ist (s. u.).

Ebenso sind die Nestöffnungen verschwunden, deren Lage für die Bekämpfung in Frage kommt, zudem werden mit der groben Hacke Feinheiten und die Verbindungen der Kanäle untereinander und mit den Kammern zerstört. Nur die Lage einzelner Kammergruppen kann bei diesem Verfahren ermittelt werden, aber auf welche Weise und durch welche Kanäle bei der Atta-Bekämpfung zu ihnen zu gelangen ist, bleibt ungeklärt.

Ausgrabungen mit der Hacke haben wohl die Biologie gefördert, zur Vervollkommnung der Atta-Bekämpfung reichen sie nicht aus.

In Anbetracht dieser Mängel und in dem Wunsche, vor allen Dingen Klarheit über den Verlauf jener Kanäle zu gewinnen, durch die die Giftgase zu den Kammern geleitet werden sollen, habe ich mich nach verschiedenen vergeblichen Versuchen entschlossen, das ganze Nest abzuformen und danach abzugraben. Die Versuche mit Gips, Kalk und Sand und deren Mischungen mißlangen, weil sich die Stoffe infolge ihres verschiedenen spezifischen Gewichts während des Falles voneinander trennten, bis schließlich

[1]) Nach Vortrag Dr. Stahel (Zool.-Kongreß, Rio de Janeiro).

reiner, recht flüssiger Zement das gewünschte Ergebnis brachte. Er drang selbst in die feinsten Hohlräume. So gelangte ich allmählich zu den im folgenden mitgeteilten Erkenntnissen, die noch längst nicht vollständig sind. — Bis auf eine Ausnahme konnte ich in der Gegend von Mendes nur *Atta sexdens rubropilosa* Forel studieren — was hoffentlich zur Fortsetzung der Arbeit anregen wird.

Über die Nestanlage der *Atta* habe ich in der Literatur außer wenigen, z. T. irrigen Angaben nichts gefunden, was die Arbeit hätte beeinflussen können. Da diese Arbeit ausschließlich eigene Beobachtungen enthält, wurde auf Beigabe eines Literaturverzeichnisses verzichtet.

Die von STAHEL und GEJSKES in Surinam studierte *Atta* ist eine andere als unserere hiesige im Volksmund „s a u v a" genannte. Sie hat auch ein ganz andersartiges Nest. So konnte mir die Arbeit der Genannten nichts nützen.

Da literarische Vorstudien nicht möglich waren, wußte ich nicht, zumal bei den ersten Ausgüssen, wichtige von unwichtigen Formen zu unterscheiden, wenn sie während der Grabung zu Tage traten. So habe ich zunächst oft geirrt. Jeder neue Ausguß mehrte jedoch Erfahrung und Kenntnisse bedeutend, und heute glaube ich, vorläufig mit der Abgrabung von C-VII abschließend, wenn auch nicht vollständige, so doch gewisse und gut begründete Ergebnisse vorlegen zu können, die unsere biologischen Kenntnisse für die Bekämpfung der Ameise ergänzen werden.

1. Beschreibung des Verfahrens

Die Technik des Ausgießens ist an sich einfach und leicht zu erlernen, die Abgrabung dagegen, der weit wichtigere Teil der Arbeit, erfordert Beachtung gewisser Regeln, viel Sorgfalt und zahllose Vermessungen, verbunden mit fotografischen Aufnahmen.

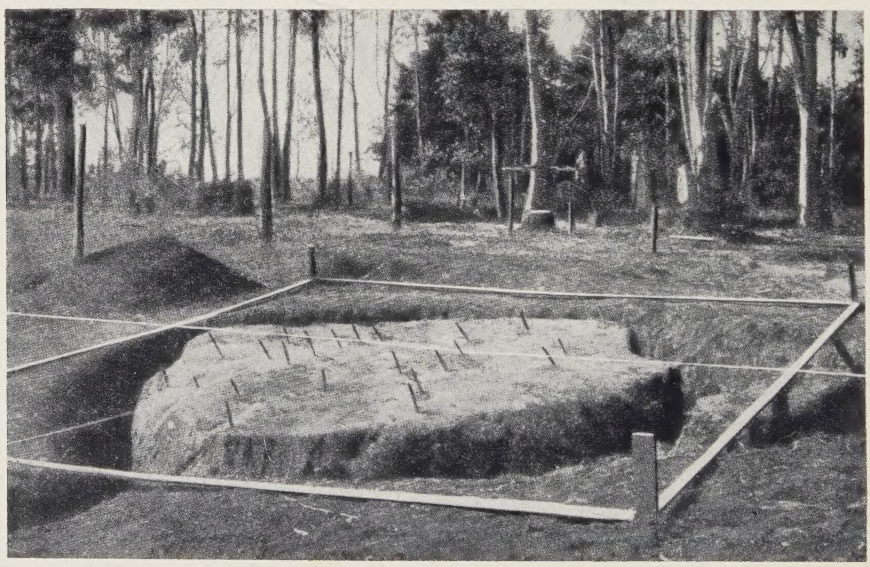


Abb. 1. Vorbereiteter Nestspiegel von C-VI mit Graben und dessen Zugängen. Das Lattenquadrat diente zur Herstellung des Grundrisses (Planes)

Abb. 2. Grundriß von C-VII mit den numerierten Löchern, dem angedeuteten Graben und seinen 4 Zugängen und den nach den Himmelsrichtungen benannten Schleppkanälen

Der auszugießende Bau soll in freiem Gelände ohne Steine und dicke Wurzeln liegen, sich möglichst an einer ebenen oder nur leicht ansteigenden Stelle befinden und Wasser in erreichbarer Nähe haben. Ist der Bau ausgewählt, so wird erst der Nestspiegel bis zum gewachsenen Boden von loser Erde befreit. Auf diesem wird sodann ein genauer Lageplan aller Nestöffnungen aufgenommen, die mit numerierten Stöckchen versehen werden (Abb. 1 u. 2). Jetzt ist der Geländewinkel zu messen und für spätere Tiefenmessungen ein Drahtkreuz zu spannen (Abb. 3). Außerhalb der äußersten Löcher muß ein mannsbreiter, 80 bis 100 cm tiefer Graben gezogen werden, um zu verhindern, daß später der Zement aus den dort austretenden, unter-

Abb. 3. C-VI mit Drahtkreuz und den im Graben zugestopften Austritten der Schleppkanäle, von denen 2 rechts erkennbar sind. Die Abgrabung hat eben begonnen

irdischen Schleppkanälen abfließt. Zu diesem Zweck sind die hier mündenden Öffnungen der Schleppkanäle fest zu verstopfen (Abb. 3). Da die Arbeiter von den wütend gewordenen Ameisen sehr gestört, ja blutig gebissen werden, empfiehlt es sich, die Insassen des Baues sofort nach dem Reinigen des Nestspiegels abzutöten, jedoch nicht mit Wasser oder Detonation von CS_2, weil dadurch die feinen Formen, wie z. B. die hauchdünnen Scheidewände zwischen einzelnen Kammern zerstört werden können. Wer die Belästigung nicht scheut, kann bei allmählicher Ausfüllung des Nestes mit Zement beobachten, wohin und in welcher Weise sich die Ameisen zurückziehen. Dies gibt unter Umständen wertvolle Aufschlüsse über Verzweigung und Verbindung der Kanäle im Innern.

Der eigentliche Ausguß vollzieht sich wie folgt:

Zu Anfang muß die Mischung sehr schwach, 1 kg Zement auf 10 l Wasser, angesetzt werden, damit sie bis zur Basis des Baues gelangt und die Kanalwände vorerst nur mit einer dünnen Zementschicht bedeckt werden. Von dieser Mischung gießt man je eine Gießkanne reihum in jedes Loch und wiederholt dies dreimal. Danach verstärkt man allmählich die Zementmischung auf 3 bis 4, zuletzt auf 5 kg je 10 l Wasser, bis schließlich das Wasser am Eingang stehen bleibt und nicht mehr in die Tiefe abfließt. Dann wird reines Zementpulver nachgefüllt, bis alles Wasser herausgedrückt ist und der Zement an der Oberfläche heraustritt. Während des Eingießens muß die Mischung ständig umgerührt werden, damit der Zement sich nicht an den Boden der Kanne festsetzt. Jeder Guß verdickt die Zementschicht in den Kanälen, so daß das überschüssige Wasser immer langsamer von der Erde aufgesogen wird. Um diesem Vorgang Zeit zu lassen, ist eben das erwähnte Reihumgehen nötig. Ein voller Ausguß erfordert bei einem „formierten", d. h. völlig ausgebautem Nest 20 bis 25, ja auch 30 Sack Zement. Etwa 23 Sack hartgewordenes

Zement entsprechen ungefähr 1,5 cbm Raum, wie mir von einem Architekten gesagt wurde. Dies ist ungefähr auch der Inhalt des auf rechnerischem Wege ermittelten Gesamthohlraumes eines fertigen Baues, wobei folgende Überlegungen zugrunde gelegt wurden:

1. Im Mittel wurde der Querschnitt aller Kanäle, der großen und feinen, der runden und ovalen, mit 3 cm angenommen und ihre Gesamtlänge auf 120 bis 130 m geschätzt. Das ergibt rund . . . . . 0,900 cbm
2. Die Anzahl der Pilzkammern schwankt zwischen 60 (von mir gezählt) und 150 (von anderen behauptet); ihre Größe schwankt ebenfalls stark. Eine mittlere faßt 6 bis 7 l (mit Wasser ausgemessen). Nehmen wir im hochgerechneten Durchschnitt 100 Kammern zu 6,5 l an, so ergäbe ihr Inhalt etwa . . . . . 0,650 cbm

in summa . . 1,550 cbm

Nicht bestätigt dagegen wurde diese Berechnung durch einen Versuch, die gesamte lose Erde eines Nestspiegels sorgfältig bis zur Dichte des gewachsenen Bodens zu stampfen, was bedeutend weniger als einen Kubikmeter ergab. Doch mag dies andere Ursachen haben.

Ist der eigentliche Ausguß beendet, tut man gut, zwei Tage zu warten, um den zuletzt eingegossenen Zement erhärten zu lassen, der bei zu früh begonnener Ausgrabung sonst leicht beschädigt werden könnte. Übrigens muß der Zement von bester Qualität und frisch sein, ohne Steinchen (Klütern), die kleine, enge Kanäle verstopfen könnten, so daß diese nicht abgeformt werden und für das Studium verloren gehen.

Nur selten füllen sich die Kammern voll, bis unter die Kuppel, mit Zement an. Im allgemeinen wird nur ihr unterer Teil abgeformt. Das hat seinen Grund darin, daß der von unten her den Bau ausfüllende Zement nur von unten durch die „Stielchen" (s. u.) in die Kammern eindringen kann. Der zuerst eingedrungene Zement erreicht in der Kammer eine gewisse Höhe. Erhärtet er aber zu rasch, so kann die erste Masse durch nachfolgende Güsse nicht mehr hochgedrückt werden, und so bleibt die Kammer nur tellerförmig ausgefüllt.

Um ununterbrochenes Einfließen der Zementlösung zu erreichen — an sich schon aus obigem Grunde nicht empfehlenswert —, wären Mischmaschinen erforderlich, die sich kaum an den Arbeitsplatz transportieren lassen. So muß die unvollkommene Abformung der Kammern in Kauf genommen werden. Der entstandene Teller genügt für die Vermessung von Größe und Lage der Kammer, und die im Abguß fehlende Höhe ergibt sich beim späteren Abgraben des Baues.

Sind die Pausen beim Nachfüllen, z. B. abends am Schluß der Arbeit, zu lang, dann erhärtet die letzte Zementschicht und bindet mit dem folgenden Guß nicht mehr ab. Solche Stellen bleiben schwach und brechen leicht. Eine Runde bei einem normalen Nest von 25 bis 30 Eingußlöchern erfordert ungefähr eine Stunde. Diese Zeit reicht aus, um das überschüssige Wasser oberhalb des letzten Eingusses absorbieren zu lassen und den letzten Zement noch zu binden. Ob zwecks Beschleunigung der Arbeit bei gleichzeitiger Verwendung von zwei Kannen bei einem Rundgang schon genug Wasser aufgesaugt wird, bezweifle ich.

2. Die benötigten Arbeitskräfte und Geräte

Während des Ausgießens:
4 Mann, davon zwei zum Herantragen des Wassers, einer für die Mischung in einer Gießkanne, der vierte zum Eingießen aus der vorbereiteten Kanne. Alle vier zum Grabenziehen.

Während der Grabung: 1 Mann zum Fortschaffen der ausgegrabenen Erde und zu allen Handreichungen.

Die eigentliche Ausgrabung kann allein der Leiter ausführen, vorteilhaft ein in Vermessungen, Photographie und Zeichnen ausgebildeter Assistent.

Abb. 4. Ansicht der vorgeschritteneren Grabung in C-VII von verschiedenen Stellen aus

Geräte und Materialien:
25 bis 30 Sack besten Zements,
2 Gießkannen von je 20 Litern,
4 Eimer zum Wassertragen und späteren Hinausschaffen der Erde,
Hacken und Schaufeln,
Starker Draht für das Koordinaten-Kreuz,
Zollstock und Wasserwaage, Winkelmesser,
Maurerkellen und Spachtel verschiedener Größe und Form,
Zeichenmaterial und photographischer Apparat,
Reichlich Wasser in der Nähe.

Der ausgewählte Bau darf nie angegriffen worden sein.

3. Wie die Abgrabung vorgenommen werden muß

Steht der Zement in den Eingußlöchern (Kanälen) gleich hoch mit dem gewachsenen Boden, ist auf ihm aufliegend das Drahtkreuz gespannt und der Geländewinkel bestimmt, so kann die Ausgrabung beginnen, am besten, wenn auch umständlicher, von der Mitte nach außen. Denn würde man umgekehrt, vom Graben her nach innen arbeiten, so würden die dann freistehenden Zementformen durch die Füße des Grabenden beschädigt werden. Ohne Zweifel ist dieses Graben im Knien sehr anstrengend. Es lohnt sich aber (s. Abb. 4—7). Am besten gräbt man jedesmal nur bis zur Tiefe von 50 bis 60 cm und vermißt, bevor die freistehenden Zementstücke abbrechen. Die ausgegrabene Erde wird so weit fortgeschafft, daß das Herumgehen um die Arbeitsstätte nicht behindert wird. Ebenso werden die vermessenen, abgebildeten und überflüssig gewordenen Zementstücke fortgeschafft. Wenn möglich, fertige man in je 50 cm Tiefe eine Aufsicht an, um später das Übereinanderliegen der Gebilde leichter beurteilen zu können. Auch bestimme man mehrere Punkte als Ausgangspunkte für die Vermessungen in der betreffenden Schicht, wodurch die Horizontalmessungen erleichtert werden.

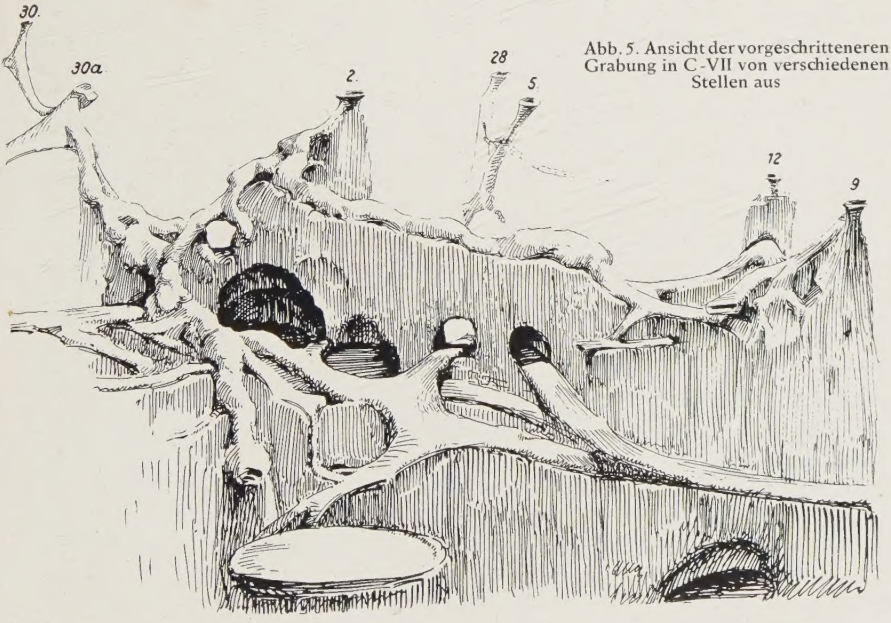


Abb. 5. Ansicht der vorgeschritteneren Grabung in C-VII von verschiedenen Stellen aus

Abb. 6. Ansicht der vorgeschritteneren Grabung in C-VII von verschiedenen Stellen aus

Die größte Sorgfalt muß den Kanälen gewidmet werden, ihrer Herkunft, den Verbindungen, ihrem Verlauf und ihrem Ende. Denn fehlt auch nur ein Stück bevor sie genau abgebildet sind, so ist die nachträgliche Ergänzung nie ganz sicher.

Abb. 7. Anfangsstadien der Abgrabung des oberen Teiles

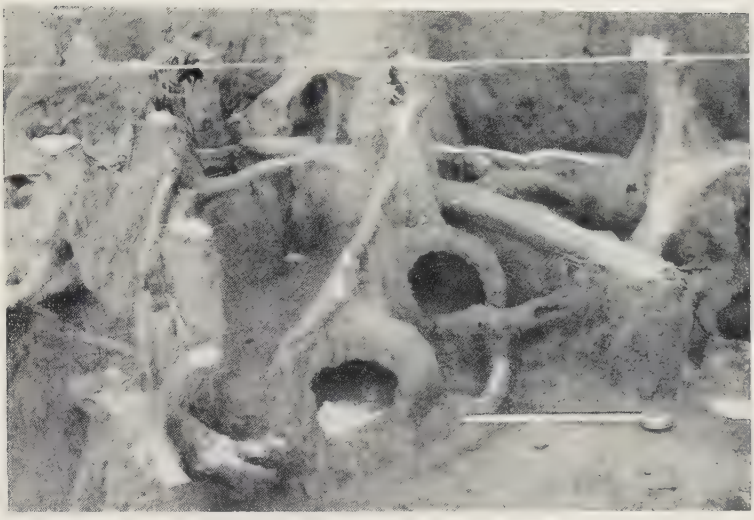


Abb. 8. Wie Abb. 7, jedoch die Tunnel zeigend

Messungen auch von Winkeln, photographische und gezeichnete Abbildungen von Einzelteilen und Gesamtansichten (Abb. 4, 5, 6) und Aufrisse können nicht genug gemacht werden (Abb. 7).

Zu tiefe Abgrabungen und Stehenlassen von langen Zementstücken oder schweren Kammertellern ohne Erdunterstützung sind zu vermeiden. Die inneren, d. h. hinteren Stellen müssen mit Wasserabfluß versehen werden, am besten durch Tunnel, um darüberliegende Formen zu erhalten (Abb. 8). Für alle diese Arbeiten ist der hiesige rote Lehm — verwitterter Gneis, von lössartiger Beschaffenheit — vorzüglich geeignet.

Die vorderen Stücke verdecken oft in störender Weise das, was rückwärts liegt, dürfen aber erst nach Abbildung fortgenommen werden. Protokolle müssen laufend geführt werden, schon um alles Auffallende rechtzeitig zu registrieren.

In den höheren Teilen der Ausgüsse waren nirgends Ameisen, in Zement eingebettet, zu finden, nicht einmal in den als Zufluchtsort dienenden Kammern, obwohl mehrere Baue bei vollem Leben ausgegossen wurden. Erst in 1,85 m Tiefe fanden sich einige wenige in einer Luftblase eingeschlossen, alle anderen müssen von dem Strom des hinunterschießenden Zements mitgerissen worden sein. Wo aber von den Bewohnern jedes Baues die Hunderttausende geblieben sind, ist ein Rätsel. Spätere Abformungen hätten auch auf diese Erscheinung zu achten.

4. Die 7 ausgegossenen und abgegrabenen Baue[1])

(C- bedeutet ausgegossen in Zement)

C-I. 1928/29. Mendes 3″ do Rio de Janeiro, sitio S. Lucas.
Erster Versuch, die allgemeinen, noch recht primitiven Kenntnisse der Nestanlage zu erweitern, ohne sonstiges, besonderes Ziel. Da ich damals noch keine technischen Erfahrungen im Abformen der

[1]) Als Beispiel für Lageplan der Nestöffnungen vgl. Abb. 9.

Baue besaß, habe ich manche Formen zerstört. Trotzdem fand ich den Mittelkanal und die merkwürdige „Zentralkammer". Verbrauch 22 Sack Zement.

C-II. 1931, am selben Platz.

Zweck dieses Ausgusses war, die Verzweigungen eines einzigen Kanals des mittleren Nestspiegels zu verfolgen. Darum wurde nur der am günstigsten scheinende Kanal ausgegossen. Das Ergebnis war unbefriedigend, aber es wurde ein dem von C-I ähnlicher Zentralraum gefunden. Weitere Einzelheiten siehe Teil II der Arbeit. Verbrauch 3 Sack Zement.

C-III. 1933, ebenda.

Ein Nest der "raça fraca". Bei dem kleinen Bau ging Ausguß und Abgrabung rasch und leicht vonstatten. Entdeckung der ganz kleinen Abraumkammern, die es dieser schwachen Varietät ermöglichen, mit einer einzigen Pilzkammer auszukommen.[2]) Verbrauch ½ Sack Zement.

C-IV. 1933/35, ebenda.

Um die Verbindungen der Nestöffnungen mit dem Kanalnetz im Innern, hauptsächlich tief unten, festzustellen, wurden der Zementlösung verschiedene Spezialfarben zugesetzt, und jedes Loch immer nur mit der gleichen Farbe beschickt. Die Farben waren blau, gelb, rot, schwarz und die natürliche Farbe des Zements. Bei der Abgrabung fanden sich alle Farben an der Basis schichtweise, eine über die andere gelagert, während in den oberen Partien die Kanäle und Kammern ihre eigene, unvermischte Farbe zeigten. Dies beweist, daß die Nestöffnungen Verbindung in allen Richtungen und nach allen Orten des Baues haben, bis zum tiefsten Punkt. Infolgedessen müssen auch Giftgase, eingeführt in gewisse Kanäle, s. S. 164, d, ebendorthin gelangen. Damals kannte ich noch nicht den Abfluß des Zements durch die Schleppkanäle und hatte nicht rechtzeitig durch Anlage des Ringgrabens den Zementabfluß verhindert.

Abb. 9
Lageplan eines nicht ausgegossenen Baues mit 26 Ausgängen

[2]) JACOBY, M., Da estrutura do ninho de uma raça fraca da *Atta sexdens rubropilosa* Forel. Bol. Minist. Agr. Rio de Janeiro, 1942. Weitere Einzelheiten in Teil II der Arbeit.

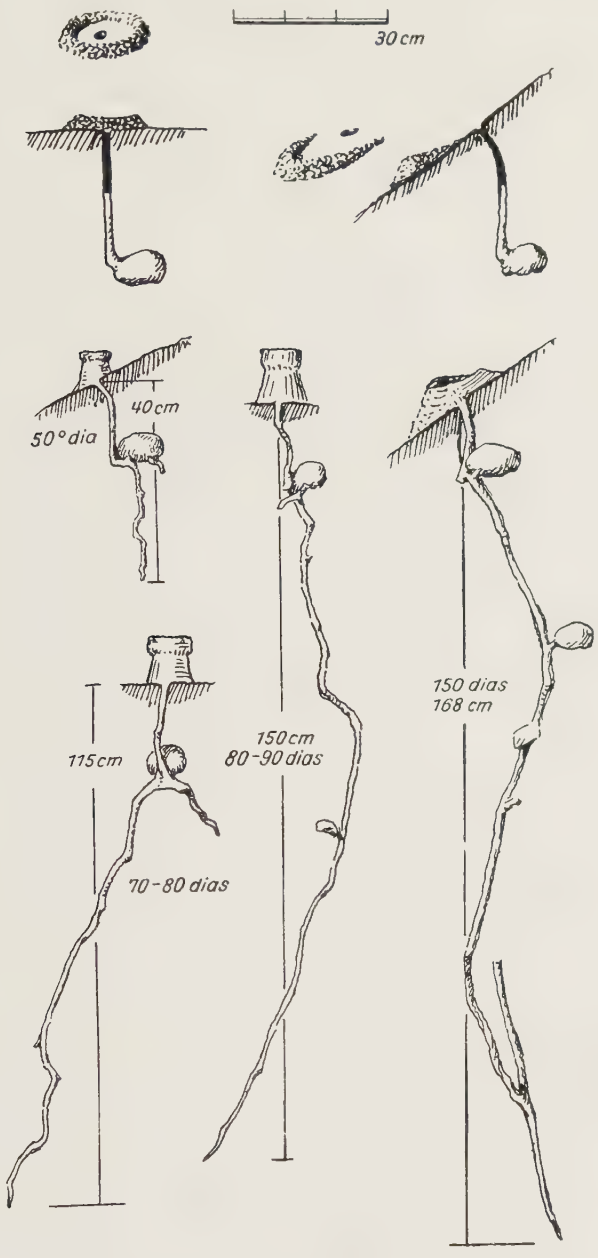


Abb. 10. Die Entwicklung des Atta-Nestes von der Gründung bis zum 150. Tage

Später wurde in 100 m Entfernung vom Bau ein großer, ausgegossener Schleppkanal aufgefunden. Das erklärt den ungewöhnlich starken Verbrauch von über 30 Sack Zement, der nicht dem Volumen der Hohlräume dieses Baues entspricht. Entdeckung des „Ringsystems".

C-V. 1937, São Paulo, Jardim das Ochideas.
Zweck: Erforschung des Verlaufs der „Randkanäle" und ihrer Mündung in der Tiefe. Als die Grabung bis zu 1 m Tiefe gelangt war, verbot das Direktorium des Gartens die Fortsetzung, weil sonst ein Weg zerschnitten worden wäre, aber schon die bisherige Grabung genügte, die völlige Gleichheit, ja geradezu Kongruenz, von 4 Randkanälen und ihre gleichen Fallwinkel nachzuweisen. Verbrauch 22 Sack Zement.

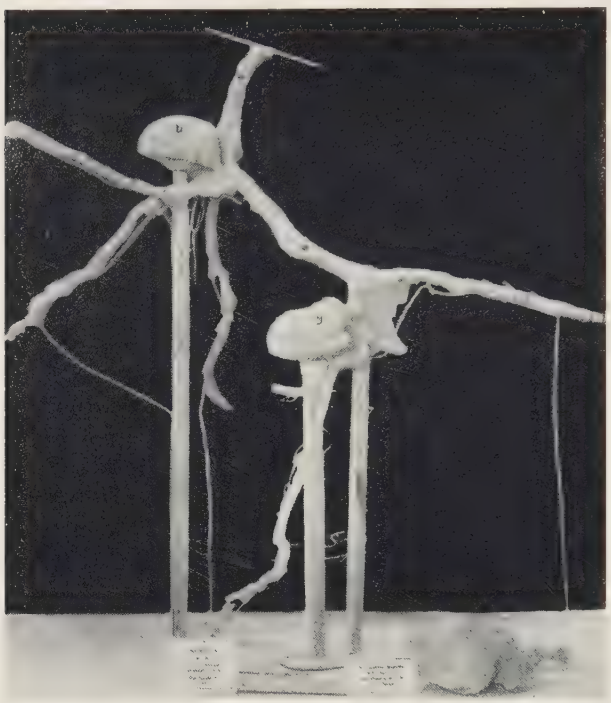


Abb. 11. Rekonstruktion eines Jungnestes mit den Original-Zementstücken

C-VI. 1937, Campinas, auf dem Gut des Instituto Biologico.
Derselbe Zweck, Fortsetzung des Studiums der Randkanäle. Auch diese Ausgrabung konnte nicht beendet werden. Jedoch wurde an anderen Nestern mit frdl. Hilfe des an der Arbeit sehr interessierten Dr. chem. Decio A. de Sousa vom obigen Institut die Erneuerung des Sauerstoffs im Nest festgestellt[1].)

C-VII. 1940/43, Mendes, E. do Rio, Sitio S. Lucas.
Mit Unterstützung des Landwirtschafts-Ministeriums. Zweck: Endlich vollständige Feststellung des Verlaufs der Randkanäle und Klärung der Frage der sogen. Haupt- oder Meisterkanäle. Immer wieder wird behauptet, daß diese direkt zu der (Panela)-Kammer-

[1]) JACOBY, M., A renovaçao do oxigenio no ninho da *Atta sexdens L.* Bol. do Ministerio de Agricultura, Rio de Janeiro 1939.

zone führen und darum für die Bekämpfung am geeignetsten wären. Feststellungen, die dies bestätigt hätten, wurden nicht gemacht, dagegen konnte wenigstens ein Randkanal bis zu seinem Ende verfolgt werden. Obwohl dieser Bau mit aller Sorgfalt ausgesucht worden war, hat er ohne Zweifel 2 Völker beherbergt, die durch eine breite Schicht Erde ohne Kammern voneinander getrennt waren.[1])

Außer diesen 7 voll ausgebauten Nestern wurden 12 Neugründungen vom 50. Tage nach der Gründung an ausgegossen, um die Art ihres Wachstumes zu erkennen, da das Ergebnis bereits veröffentlicht ist, gebe ich hier nur die Abb. 10 und eine noch nicht veröffentlichte Photographie der Rekonstruktion eines dieser Jungbaue (Abb. 11) in den Original-Zementstücken.

5. Die Entdeckungen im oberen Teile des Nestes

Der Nestspiegel und die Kanaleingänge

Der Nestspiegel — im portugiesischen terraplena — ist gebildet aus den von der Ameise im Innern abgegrabenen und hinausgeschafften winzigen Erdkügelchen. Er ist dementsprechend locker und kann eine Stärke von 20, 40, ja 60 cm erreichen, je nach Zunahme der Hohlräume. Er bietet dem darunterliegenden Bau mancherlei Vorteile, wie Schutz gegen zu große Feuchtigkeit und zu starke Temperaturschwankungen. Näheres Eingehen auf seine Eigenschaften würde hier zu weit führen. Ist die Erde des Nestspiegels abgeräumt, so erscheinen auf dem gewachsenen Boden die Kanalmündungen, s. den Plan (Abb. 9) im vorigen Abschnitt. Weder ihre Lage noch ihre Anzahl zeigen auf den ersten Blick irgend eine Regelmäßigkeit. Kein Plan deckt sich mit einem anderen. Sie sind alle kreisförmig, bis oval, aber selbst aus der Richtung der Pfeile — die kurzen für steile, die langen für flacher verlaufende Kanäle — lassen sich nur Vermutungen, keine Schlüsse ziehen. Auf der Kartenskizze von Abb. 9 beachte man die ungefähr gleichen Entfernungen der Eingänge am Rande und ihre meist zentrale Richtung. Um das Zentrum liegen mehr Löcher, als nach der Peripherie hin.

Sehr stark schwankt die Anzahl der Eingänge. Sie scheint in keinem Verhältnis zur Oberfläche des Nestes zu stehen. In folgender Tabelle habe ich versucht, mir Klarheit, bzw. Einsicht in diesen Widerspruch zu schaffen.

Nr.	Fläche in m^2	Anzahl der Eingänge
C-I	7,75	11
C-IV	30,00	13
C-V	13,20	13
C-VI	5,50	31
C-VII	47,50	27
43 1936	6,20	26
47/1936	33,70	26
total	143,85	147
im Mittel	20,55	21,00 = 0,97 Eingänge je m^2

In diese Tabelle wurden die genau ausgeführten Karten von 2 Bauen mit aufgenommen, die nachher nicht ausgegossen wurden, um bei Vermehrung des Materials die Ungenauigkeit der Berechnung zu vermindern. Die Baue C-1, C-V und 47/1936 haben rund 1 Loch je m^3, C-VII 1 je 1,50 und C-IV je 2 m^2, also auffallend wenige Öffnungen. Dagegen sind bei 43/1936 4,2 und bei C-VI gar 0,3 vorhanden. Kein Nest-

[1]) Vgl. Jacoby, M., Sobre a possibilidade de duas rainhas em um só ninho. Rio de Janeiro 1944.

spiegel hatte mehr als 50 m² Fläche und weniger als 10 Eingänge. Diese Zahlen scheinen die Grenzen zu bedeuten, und Riesennester von mehr als 20 m Durchmesser und Hunderten von Eingängen, ja über 1000, unwahrscheinlich zu machen. Ungeklärt bleibt aber die Tatsache, daß kleine Nestspiegel viele, und große wenige Eingänge haben.

Am Rande des Nestspiegels, im Kreise um ihn herum, aber nicht immer geschlossen, befinden sich die „Randkanäle", 60 bis 80 cm voneinander entfernt in ziemlich gleichen Abständen. Sie sind auf den Grundrissen mit m bezeichnet nach dem portugiesischen margem, Rand, und spielen m. E. bei der Bekämpfung die größte Rolle, s. Abschnitt 6, d.

Wer durch diese Randkanäle die Giftgase einführt, spart die, Blut und Zeit kostende, Reinigung des ganzen Nestspiegels und irritiert nur unbedeutend die Ameise.

6. Die Kanäle im oberen Teil

a) Die Verbindungen der Nestöffnungen untereinander und nach abwärts

Wie die Grundrisse des Nestspiegels, so erscheint auch das Gewirr der Kanäle in diesem oberen Teil ohne jede Ordnung, geradezu wie ein Labyrinth: überall kreuzende oder ineinander mündende Kanäle jeder Art, starke und feine, runde und flache, steile und eben verlaufende, und nach allen Richtungen auseinandergehend. Kein Plan ist zu erkennen. Das Ganze scheint aus Zufall entstanden.

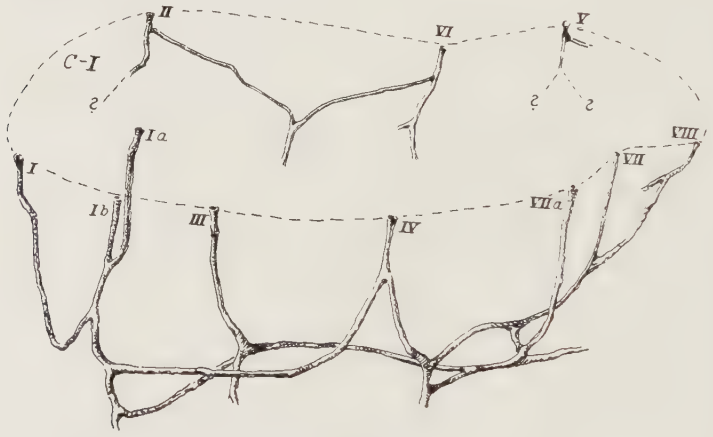


Abb. 12. Die Querverbindung der Nestausgänge unter sich in einigen Ausgüssen

Die Ausgrabungen haben jedoch wenigstens einige Punkte aufgeklärt, die für die Bekämpfung von Wichtigkeit sind.

So wurde entdeckt, daß die meisten Nestöffnungen der Mitte, etwa 30 cm unter der Erdoberfläche miteinander in Verbindung stehen (Abb. 12 u. 13). Das bedeutet, daß die in vielen Verfahren benutzten Dämpfe, wenn sie in die mittleren Kanäle eingelassen werden, sofort an anderen Löchern wieder austreten (weil dort der Luftwiderstand eben am geringsten ist), und nicht in die Tiefe gelangen. Diese Mengen sind natürlich verloren.

Es kommt hinzu, daß manche dieser Öffnungen mit den unterirdischen Schleppkanälen in Verbindung stehen, s. Abb. 14. Diese führen nach außen. In ihnen ist der Luftwiderstand ebenfalls geringer als in den Kanälen des

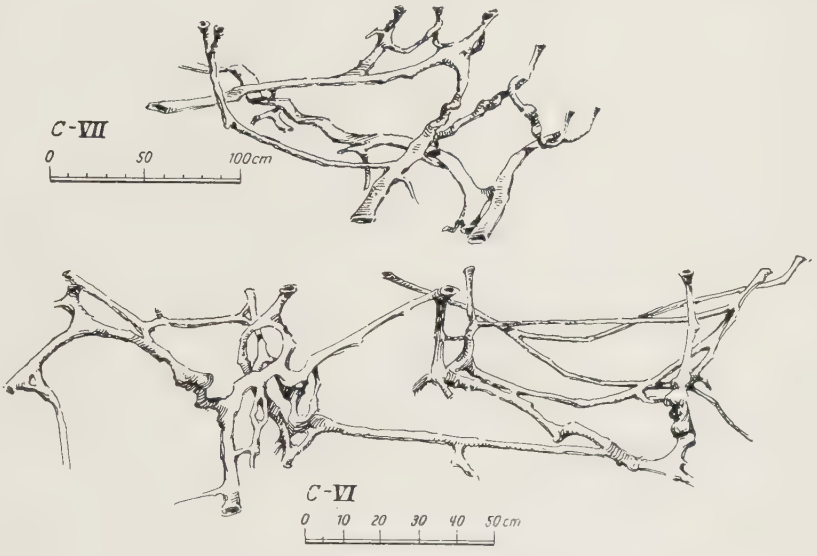


Abb. 13. Die Querverbindungen der Nestausgänge unter sich in einigen Ausgüssen

eigentlichen Nestinneren. Sie sind auf Abb. 15 (= Plan II) von C-VII mit N, NO, ONO usw. bis NNE bezeichnet, im ganzen 18.

Natürlich existieren auch Verbindungen der Nestöffnungen mit den tieferen Teilen des Baues, aber keine direkten, wie man annehmen sollte und

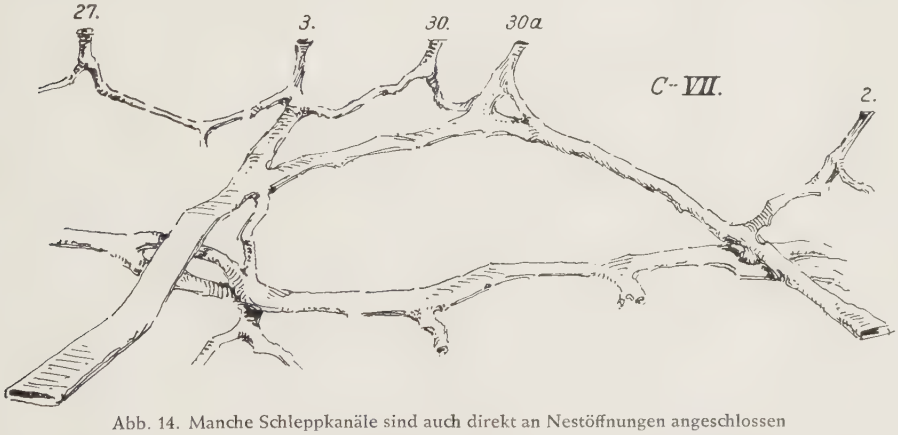


Abb. 14. Manche Schleppkanäle sind auch direkt an Nestöffnungen angeschlossen

von vielen geglaubt wird (Hauptkanäle). Sie münden nach vielen Windungen und Verzweigungen, das Kanalgewirr bildend, im „Ringsystem", s. Abschnitt 7 und Abb. 16.

Die drei Verbindungen der Nestöffnungen mit den Schleppkanälen, untereinander, und mit dem Ringsystem bieten einen wirksamen Schutz für die tieferen Teile, zeigen aber deutlich, daß die Öffnungen in der Mitte des Nestspiegels für Bekämpfungszwecke ungeeignet sind. Aus diesem Grunde können und müssen sie bei der Bekämpfung außer Acht gelassen werden.

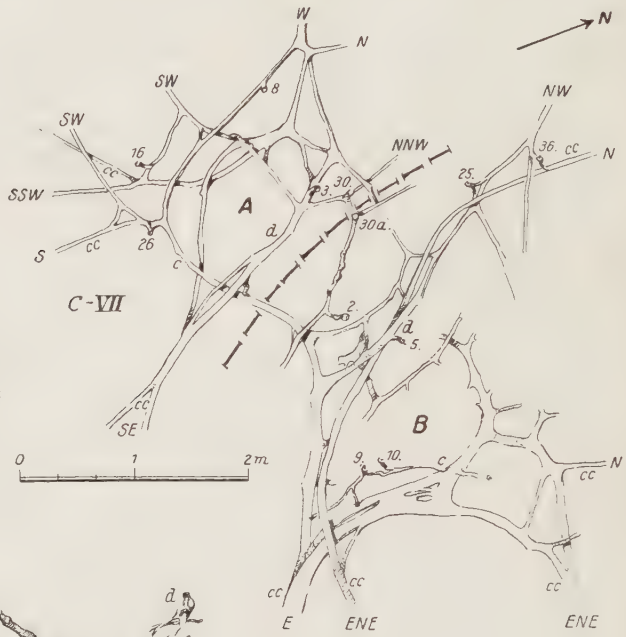


Abb. 15. Plan der Schicht in 80—100 cm Tiefe der radialen Schleppkanäle cc nach N, ENE, SE - - - mit den beiden vermuteten Völkern A und B, die voneinander getrennt waren durch eine 60 cm breite Erdschicht ohne Kammern. Die Zahlen 8, 25, 16 etc. bezeichnen die Eingußlöcher, s. Abb. 1. c = Ring, beide Völker umschließend, d = Mittelkanal, je einer in A und B

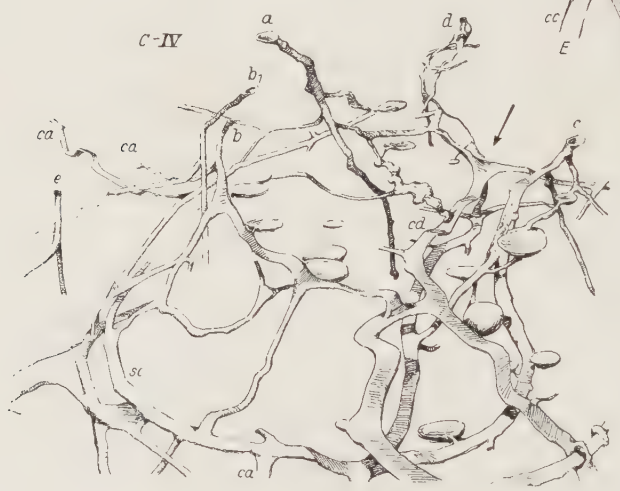


Abb. 16. Perspektivische Ansicht des Ringsystems in C-IV mit dem verdoppelten Mittelkanal, dem Endigen von zentralen Kanälen im Ring und einigen im oberen Teil verstreuten Kammern. Der Deutlichkeit halber ist das Kanalgewirr fortgelassen. sc = Ring, ca = Schleppkanal, cd = Mittelkanal, abcd = Nestöffnungen

Ist einmal der Bau erwachsen, so benutzt die saúva diese mittleren Öffnungen, nach meinen Erfahrungen, nur noch für drei Zwecke: zur Regulierung atmosphärischer Einflüsse, in den Tagen der Schwärme und in geringem Maße zum Hinausschaffen von nahebei abgegrabener Erde. Nie sah ich sie in diese Öffnungen einschleppen, wofür ich als Grund annehme, daß sie damit das Nest nicht verraten will.

b) Die zentralen Kanäle innerhalb des Kanalgewirrs

Zum Teil wurden sie im vorigen Abschnitt bereits besprochen, darum sollen nur noch einige Punkte das vorige ergänzen.

Im ersten Jahre nach der Gründung beträgt die Zahl der Individuen nur wenige hundert (im Gegensatz zu den etwa 400 000 des erwachsenen Stammes). Für diese wenigen genügen auch nur wenige Ausgänge. Infolge des raschen Anwachsens der Bevölkerung und der damit schritthaltenden Zunahme der Kammern muß immer mehr Erde hinausgeschafft werden, zu deren Transport die Ameise die bequemsten, kürzesten Wege sucht und baut. So entstehen neue Kanäle nach oben, ausgehend von den günstigsten Punkten bereits vorhandener Kanäle, und das anscheinend unentwirrbare Kanalnetz im oberen Teil. Ist diese Darstellung richtig, so ist eine vorbedachte Anlage höchst unwahrscheinlich. Viel natürlicher ist die Annahme, die Entstehung dieses Wirrsals nach dem jeweiligen Bedarf zu erklären. Vielleicht aber läßt die Kompliziertheit auf die Absicht schließen, die tiefer liegenden Teile verborgen zu halten und so vor Feinden zu sichern. Diese Möglichkeit wird bekräftigt durch Auffinden eigenartiger Erweiterungen in einigen Nestern in ungefährer Höhe des Ringsystems, die ich als eine Art „Kasernen" ansprechen möchte (s. Abb. 17), gemäß folgender Überlegung: Die saúva legt, ruhig schreitend, 1 m in 2 Minuten zurück. Eilend benötigt sie dazu die Hälfte der Zeit. Die Kasernen liegen etwa 60 cm unter der Erdoberfläche. Bei einer Reizung des Baues strömen nach weniger als einer Minute haufenweise, wütende Soldaten an der gefährdeten Stelle hervor, so viele, daß sie irgendwo versammelt gewesen sein müssen. Dies spricht für die Deutung der Gangerweiterungen als „Kasernen", zumal sie alle direkte Verbindung nach oben haben.

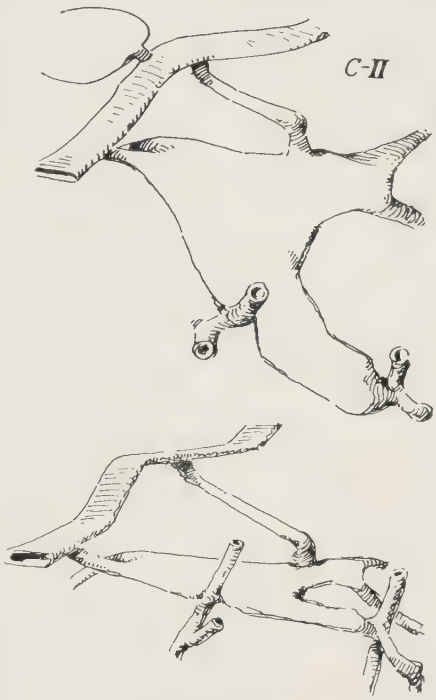


Abb. 17. Verschiedene Formen der „Kasernen"

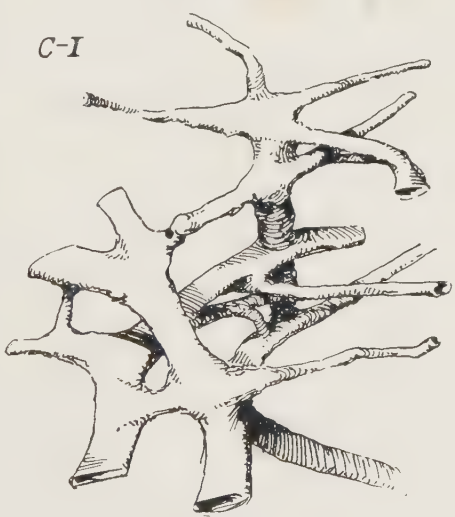


Abb. 18. Eine „Umsteigestelle" im oberen Teil

Der Ausbau des Nestteiles nach den jeweiligen Bedürfnissen mag auch der Grund dafür sein, daß die Anlage dieses Teiles in den ausgegossenen Bauen starke Verschiedenheiten aufweist.

Innerhalb des Kanalgewirrs, da wo es am dichtesten ist, fanden sich Gebilde, wie in Abb. 18, die entstanden zu sein scheinen aus dem Bedürfnis, einen geplanten Weg aus einer beliebigen Richtung raschestens und bequem trotz entgegenstehender Kanäle in derselben Richtung fortsetzen zu können. Dies wird im allgemeinen erreicht durch die senkrechte Verbindung übereinanderliegender Kanäle. Sie erscheinen mir wie „Umsteigestationen" einer Untergrundbahn. Solche Stellen finden sich auch in der Kammerzone.

c) Die Schleppkanäle

Die Schleppkanäle strahlen radial aus (Abb. 15, sowie 19 u. 20), so daß aus allen Richtungen Beute eingetragen werden kann. Dicht an Wäldern gelegene Nester jedoch treiben nach der Waldseite keine Schleppkanäle vor, anscheinend werden die Pflanzen außerhalb der Wälder bevorzugt. Es gibt Baue mit Schleppkanälen in zwei Tiefen, solche in 25 cm und andere in mehr als 60 cm Tiefe. Da aber außerhalb der Ausgüsse diese Kanäle nicht in ihrem Verlauf verfolgt wurden, kann ich den Grund für die verschiedenen Tiefen

Abb. 19. Aufsicht (Plan IX) der perspektivischen Ansicht Abb. 16. Aus beiden wurde erst später klar, daß in diesem Bau außer dem Mittelkanal auch der Ring verdoppelt war, allerdings lagen die beiden Ringe nicht vertikal übereinander wie die beiden Mittelkanäle, was mit der Erweiterung des Nestes zusammenhängen mag, s. folgende Abb. 20

nicht angeben. Auch kann ich nicht sagen, an welchen Stellen des Nests die oberen Schleppkanäle ihren Ausgangspunkt haben, weil die einzigen in den abgeformten Bauen stets von dem Ringkanal ausgehen, der in 60 bis 80 cm Tiefe liegt. Die hochliegenden Schleppkanäle mögen aus der Zeit des Jungbaues stammen. Später haben sich vielleicht ihre Ausgangspunkte im Nest durch Neubauten verwischt. Sonst müßten sie in den Ausgüssen zu erkennen sein.

Alle Schleppkanäle sind weit und messen in der Breite 10 bis 15, ja 18 cm und in der Höhe 3 bis 5 cm, offensichtlich, damit der oft sehr gedrängte Transport der geschnittenen Blätter ungestört vor sich gehen kann. Selbst in dieser Tiefe begleiten sie jede Bodenwelle stets in gleichem Abstand.

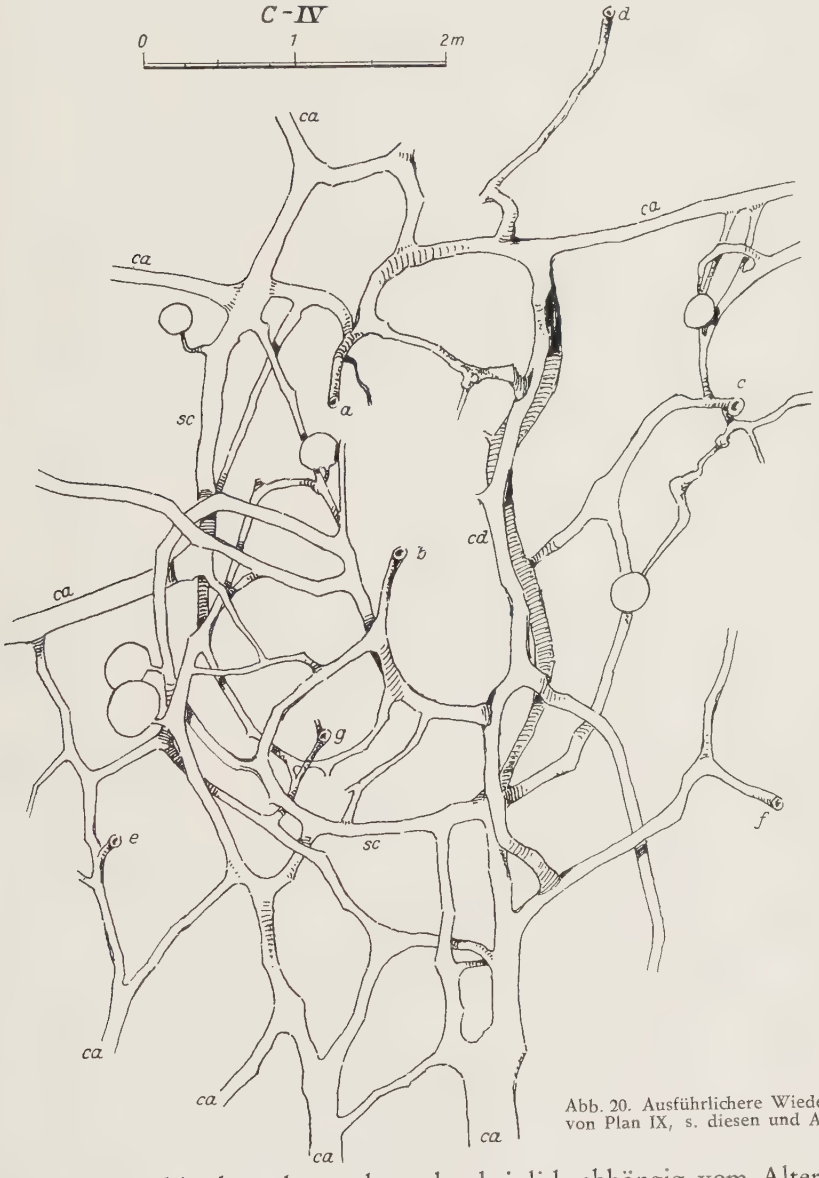


Abb. 20. Ausführlichere Wiedergabe von Plan IX, s. diesen und Abb. 16

Ihre Anzahl schwankt stark, wahrscheinlich abhängig vom Alter des Baues und den Beutegegenden. Es wurden 4 bis 18 gezählt; letztere Anzahl ist wohl eine Ausnahme. Wie bereits erwähnt, sind einige Schleppkanäle mit Nestöffnungen verbunden, der größte Teil jedoch nimmt seinen Ausgang vom Ring (Abb. 19).

d) Die Randkanäle und die Lufterneuerung

Die Nestöffnungen an der Peripherie des Nestspiegels stellen die Ausgänge von besonderen Kanälen dar, die wegen ihrer Lage Randkanäle genannt werden [erwähnt in a) dieses Abschnittes, s. auch Abb. 21]. Ihr Gefälle nach dem ungefähr tiefsten Mittelpunkt des Baues hin beträgt zwischen 38° und 52°, im Durchschnitt 45°. Sie begrenzen in ihrem Verlauf das eigentliche Nest und treffen sich in der Tiefe, wo sie mit dem übrigen Kanalnetz verbunden sind. Von ihnen gehen keine Abzweigungen nach außen ab, noch wird durch sie eingeschleppt, aber durch sie vollzieht sich die Erneuerung der Luft. Deswegen sind sie allein für die Einführung von Giftgasen geeignet.

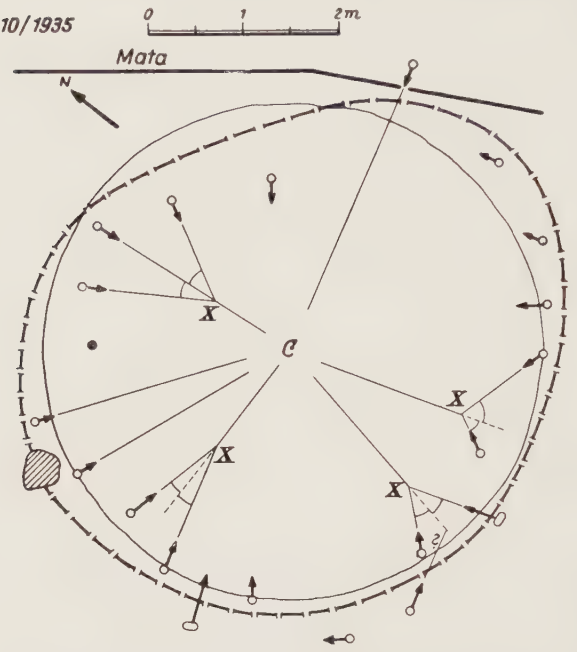


Abb. 21. Plan der an dem nicht ausgegossenen Bau 10/1935 infolge ihrer auffallend regelmäßigen Lage am Rande des Nestspiegels erstmalig festgestellten Randkanäle. Mata = Waldseite, X = mutmaßlicher Schnittpunkt der Kanäle, C = Mittelpunkt der dünnen Kreislinie, gestrichelte Linie = äußerster Rand der losen Erde

Ihre Entstehung verdanken sie der Erweiterung des Nestes (s. Teil II). In den früheren Arbeiten "Observaçoes e experiencias sobre a Atta sexdens rubropilosa Forel", Kap. VIII, und "A renovação do oxigenio no ninho da Ata" habe ich diese Fragen eingehend behandelt, so daß ich in diesem Zusammenhang nur das Ergebnis zusammenfasse:

Während der Monate August bis Oktober tauchen, je nach der Witterung, vom Nestspiegel 80—100 cm entfernt einzelstehende Hügel ausgetragener Erde, sogenannte Krater, auf, die unter sich ziemlich regelmäßig 60—80 cm Abstand halten und den Hauptbau im Kreise umgeben bis auf vorkommende Fehlstellen, s. Abb. 5. Der von loser Erde freie Ring zwischen diesen Kratern und dem Nestspiegel deutet die Strecke an, um die in der diesjährigen Bauperiode das Nest erweitert werden soll, und wird in dem Verlauf dieser Bauzeit ebenfalls mit der ausgetragenen Erde ausgefüllt, so daß dann wieder ein geschlossener Nestspiegel entsteht. Die Krater sind nichts anderes, als die Mündungen der neuen Randkanäle an der Oberfläche, die von der neuen Basis des Baues ihren Anfang nehmen.

Ist dem so, so müssen die Ringe früherer Erweiterungen noch vorhanden sein. Tatsächlich sind sie teilweise zwischen später entstandenen neuen Öffnungen noch zu erkennen (Abb. 22).

Die Lufterneuerung vollzieht sich durch die Randkanäle nach rein physikalischen Gesetzmäßigkeiten: Die mittlere Bodentemperatur beträgt

hier 24° C. Während der kühleren Nacht- und frühen Morgenstunden fällt die schwere Frischluft durch die geneigten Randkanäle in den Bau ein, während die wärmere verbrauchte Luft aus dem Nestinnern vom Grunde des Nestes nach oben entweicht und aus den Nestöffnungen der Mitte austritt. (Näheres Teil II.)

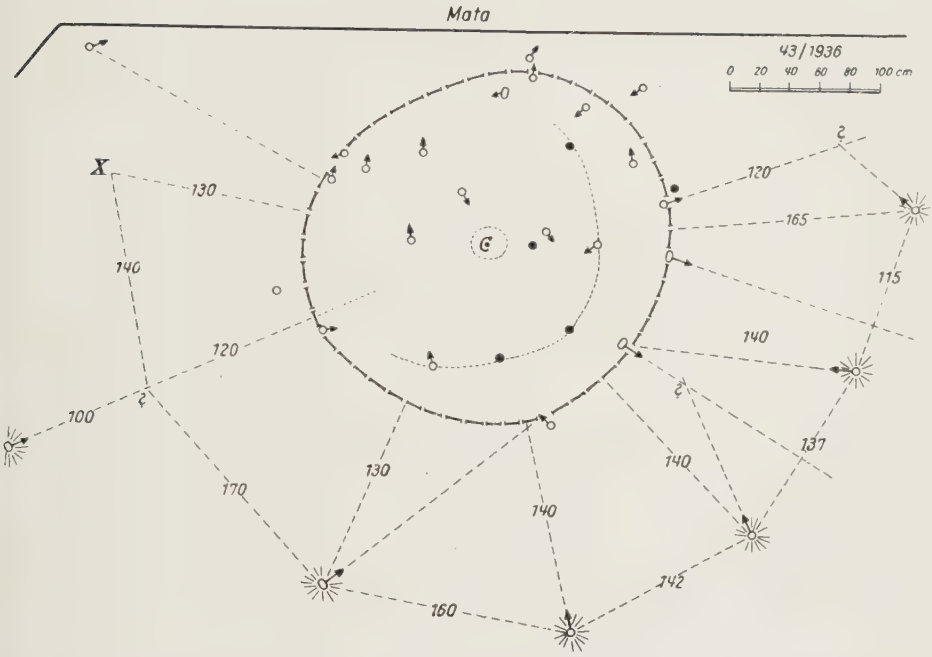


Abb. 22. Die isolierten Krater der Erweiterung in gleichen Abständen vom Rand der losen Erde (gestrichelte Linie); sie fehlen auf der Waldseite; ein einziger, links unten, steht in fast doppelter Entfernung; X = geschätzter Platz eines fehlenden Kraters, die Richtung weist aber genau auf ein Loch; innerer Kreis scheint teilweise vorhanden; die schwarzen Punkte sind senkrechte Kanäle

e) Die drei Formen der Kanäle

Im oberen Teil finden sich zwei Formen, im unteren Teil, der Kammerzone, kommt noch eine weitere Kanalform hinzu, außer der runden und flachen, die ovale, der sog. „Schrägkanäle". Die Rundkanäle verlaufen senkrecht oder nur wenig bis zu etwa 30 Grad, geneigt. Die flachen verlaufen horizontal, können aber auch bis zu etwa 30 Grad steigen oder fallen. Die ovalen, die Schrägkanäle, halten in Größe und Gefälle die Mitte: die runden messen im Querschnitt 3 und 4 cm, die flachen 8—10, die ovalen 5—7 cm. Letztere verlaufen mit rund 45 Grad Gefälle.

Diese Formen gehen fortwährend ineinander über, wie es der Bedarf erfordert, müssen aber trotz der verschiedenen Querschnitte den gleichen, oft starken Verkehr bewältigen. Eine Ausnahme hiervon machen natürlich die ganz feinen Kanälchen.

In den senkrechten Kanälen steigt die Ameise an allen Wänden auf und nieder, in den flachen läuft sie nur auf dem Boden, nicht etwa an der Kanaldecke mit dem Kopf nach unten, und in den ovalen bewegt sie sich auf dem unteren Teil des Kanals bis zur Hälfte der Wölbung aus demselben

Grunde. Wie gesagt beträgt der Querschnitt der runden Kanäle 3 und 4 cm, jener der flachen etwa 9 und der der ovalen 5—7 cm. Es muß also die Peripherie der runden gleich der Basis der flachen gleich dem Längsdurchmesser der ovalen Kanäle sein. Dies ist tatsächlich der Fall, denn die Laufbahn beträgt in allen drei Formen 9 cm, veranschaulicht in Abb. 23. Zu dieser Erkenntnis hat der Satz vom Kreisumfang ($= 2\pi r$) beigetragen.

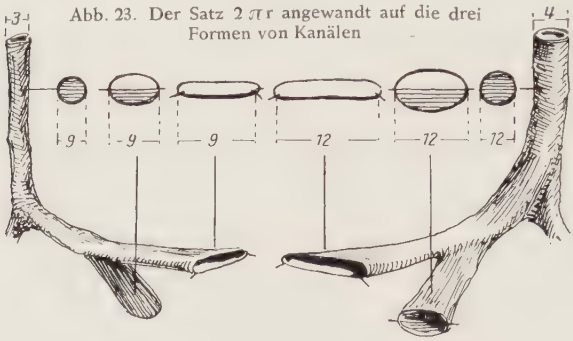


Abb. 23. Der Satz $2\pi r$ angewandt auf die drei Formen von Kanälen

f) Die Meisterkanäle existieren nicht

Eine ganze Anzahl im Handel angepriesener Bekämpfungsverfahren verlangt den Einsatz von Apparaten und Giften am „Hauptkanal", weil dieser angeblich direkt zu den Kammern in der Tiefe führe. Trotzdem versagen die Verfahren meist. Woran die „Haupt- oder Meisterkanäle" zu erkennen und wie sie aufzufinden sind, wird nicht gesagt. Der Mißerfolg des Verfahrens wird den Arbeitern zugeschrieben. Der Glaube an diese mysteriösen Kanäle ist übrigens hierzulande weit verbreitet.

Da durch einen solchen Kanal der lebenswichtigste Teil des Nestes aufs höchste gefährdet werden würde, und er darum in krassem Widerspruch mit den sonst zweckmäßigen Schutzmaßnahmen der Ameise steht, habe ich zur Klärung dieser Frage bei allen Ausgüssen mein Augenmerk besonders auf das Vorhandensein dieses Kanales gerichtet.

In allen studierten Bauen, zumal in C-I, C-VI und C-VII, zeigte es sich, daß die das Kanalgewirr bildenden Kanäle in das Ringsystem einmünden und dort endigen. Nirgends fand sich ein in die Kammerzone direkt durchgehender Kanal, der als Hauptkanal hätte angesprochen werden können. Dies ist leicht verständlich, wenn man sich die Anlage des Nests nach ihrer zeitlichen Entwicklung vergegenwärtigt.

Wie in a) und b) dieses Abschnittes dargelegt wurde, wird die zunächst geringe Zahl von Ausgängen später von u n t e n her vermehrt ohne Rücksicht darauf, ob sie in ihrem ganzen Verlauf senkrecht sind. Wohl kann es vorkommen, daß dabei das letzte Stück von etwa 20 bis 30 cm senkrecht ausgegraben wird. Wer diese Arbeitsweise nicht kennt und nur die Öffnung sieht, muß sich irren, wenn er dieses letzte senkrechte Stück für einen Meisterkanal ansieht und hierauf seinen Angriff aufbaut.

Ein einziges Mal fand sich ein senkrechter, nicht abgeformter Schacht — in C-I —, der oben gut 10 cm weit war, senkrecht stand und, sich rasch verjüngend, über 1 m nach unten zu verfolgen war. Er hatte keine Abzweigungen. Halbverfaulte Rindenreste aber an seinen Wänden erwiesen, daß es sich um den Erdhohlraum einer verwitterten Pfahlwurzel handelte. Solche Fälle mögen den Glauben an den „Haupt- oder Meisterkanal" veranlaßt haben. Nach meinen Beobachtungen k a n n er nicht existieren. Natürlich ist der obere Teil mit der Kammerzone verbunden und dies in ausgiebigem Maße. Die Kanäle aber, die diese Verbindung herstellen, sind nie eine

direkte Fortsetzung der Kanäle des oberen Teiles. Sie beginnen erst am Ringsystem in ca. 60 cm Tiefe und an diesem seitlich abgerückt von den Mündungen der Kanäle von oben (s. Teil II).

7. Das Ringsystem

In den beiden Bauen C-IV und C-VII wurden Formationen freigelegt, die aus einem das ganze Nest der Länge nach durchziehenden Mittelkanal bestanden und zwei halbkreisförmigen, die an ihn in gleicher Ebene angeschlossen waren (Abb. 16 u. 19).

In Ansehung dieser Bildung habe ich diese Vereinigung von auffallend starken Kanälen das „Ringsystem" genannt. Offenbar ist es im täglichen Leben der Ameise von besonderer Bedeutung.

Es liegt in 60—80 cm Tiefe in gleicher Höhe wie die Schleppkanäle, ungefähr senkrecht unter dem Rand des Nestspiegels und parallel zu der wenig geneigten Erdoberfläche. Seine, weil fast horizontalen flachen Kanäle messen 15—18 cm (im Längsdurchmesser). In C-IV war der Mittelkanal doppelt, derart, daß 40 cm unter ihm und genau parallel ein zweiter flacher Kanal ihn in allen seinen Windungen begleitete. Die Ameise war also imstande, noch 1 m unter der Erde parallel zur Oberfläche zu bauen. Der Zweck dieser Verdopplung war nicht ersichtlich, denn es fanden sich nur senkrechte Verbindungen von ihm zum oberen Mittelkanal, nicht aber andere Verzweigungen.

In dieses Ringsystem nun münden von oben her viele Kanäle, in ihrem letzten Ende oft senkrecht auf ihm aufsitzend, und von ihm gehen aus, einmal, radial die zahlreichen Schleppkanäle (Abb. 15), und ferner die nach unten in die Kammerzone führenden ovalen Schrägkanäle „d" der Abb. 17 u. 19, diese aber nie als direkte Fortsetzung der von oben kommenden Kanäle, sondern stets von deren Einmündung abgerückt.

Durch die Schleppkanäle werden die geschnittenen Blätter eingebracht, oft in Strömen, daher die Breite des Ringes, und sofort durch die „Schrägkanäle" zu den Kammern getragen. Gewöhnlich wird nur eine Pflanze zu gleicher Zeit geschnitten und nur durch einen Kanal eingeschleppt. Von diesem aus verteilt sich aber die Menge auf verschiedene Schrägkanäle, darum dürfen diese enger sein. So ist das Ringsystem nicht nur ein Schutz für das Nest, sondern zugleich auch ein Verteiler des Verkehrs. Seine Form ist nicht überall gleich — Ringsysteme wurden auch in mit der Hacke ausgegrabenen Nestern festgestellt —, hat aber so viel Charakteristisches gemeinsam, daß eine absichtliche Regelmäßigkeit wohl angenommen werden darf.

Die oben erwähnten Kasernen liegen mit ihm auf gleicher Höhe. In C-VII war eine von ihnen dem halbkreisförmigen Kanal angeschlossen, andere nicht.

Wann das Ringsystem geschaffen wird, ließ sich nicht mit Bestimmtheit ermitteln, doch läßt die Zeit sich ungefähr schätzen. Im dritten bis vierten Jahr lassen die Nester die ersten Schwärme ab, ein Zeichen, daß sie erwachsen sind, und darum ist auch anzunehmen, daß ihr Bau ebenfalls fertig angelegt ist, was Schleppkanäle und Ringsystem zur Voraussetzung hat. Was aber aus ihm später bei Erweiterung des Nestes wird, wenn dies also über das Ringsystem hinauswächst, konnte bisher nicht ermittelt werden.

8. Die Kammern im oberen Teil

Im oberen Teil gibt es nur wenige, hie und da verstreute Kammern, die im erwachsenen Bau nicht mehr oder nur zu bestimmten Gelegenheiten benutzt zu werden scheinen. Sie müssen aus der ersten Zeit stammen, als das Volk noch klein war, mit wenigem auskam und die Unsicherheit der Nähe zur Oberfläche in Kauf nehmen mußte (Gürteltier). Vielleicht versammeln sich in ihnen die jungen Königinnen und Drohnen, um nah am Ausgang die Stunde des Abflugs zu erwarten, vielleicht dienen sie zu vorübergehendem Aufenthalt bei starken Temperaturschwankungen, wie behauptet wird. Ich kann mich hierzu nicht äußern. Die Bauart dieser Kammern wird ausführlich im II. Teil behandelt werden.

9. Besonderheiten und nicht geklärte Gebilde im oberen Teil des Atta-Nestes

Außer den wenigen Kammern und den unendlich vielen Kanälen enthält der obere Teil einige Gebilde, die nicht mit Sicherheit geklärt werden konnten, aber doch wert sind, erwähnt zu werden.

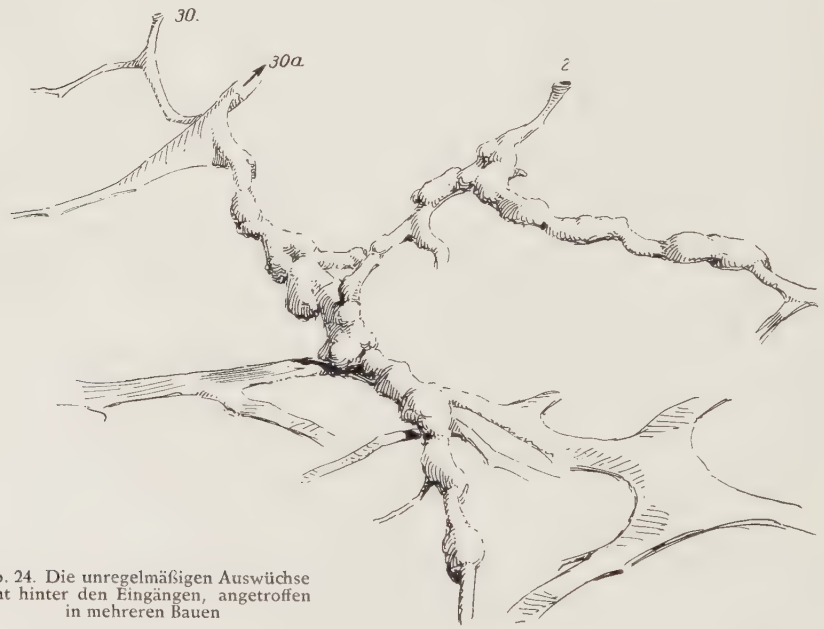


Abb. 24. Die unregelmäßigen Auswüchse dicht hinter den Eingängen, angetroffen in mehreren Bauen

An einigen Kanälen der Mitte wurden nicht weit vom Ausgang unregelmäßige Anschwellungen, Knoten oder Auswüchse abgeformt, die im Ausguß Zwiebelzöpfen ähnelten (Abb. 24). Sie fanden sich in den 4 Ausgüssen von C-I, C-V, C-VI und C-VII. Diese Häufigkeit und der stets gleiche Platz läßt auf den gleichen Grund für ihre Entstehung schließen. Es ist aber die Frage, ob diese Knoten von der saúva selbst, etwa zur Erfassung von Eindringlingen, angelegt wurden oder von myrmekophilen Insekten, wie z. B. Wespen oder Spinnen, die ich oft aus Bauen schlüpfen sah.

Im C-VII wurde in Höhe des Mittelkanals auf der Grenze zwischen den vermuteten Völkern A und B (vgl. die Arbeit „A possibilidade de duas rainhas em um só ninho") ein unregelmäßiger Hohlraum voll ausgegossen, von dem aus mehrere kräftige Kanäle in waagerechter Richtung ausgingen, bzw. in den Kanal einmündeten (Abb. 25). Schon seine unregelmäßige Gestalt und der Umstand, daß er voll ausgegossen war, daß der Zement also nicht von unten aufgestiegen, sondern seitlich eingeflossen war, lassen schließen, daß dieser Hohlraum keine Kammer war. Vielleicht hat seine Grenzlage eine Bedeutung.

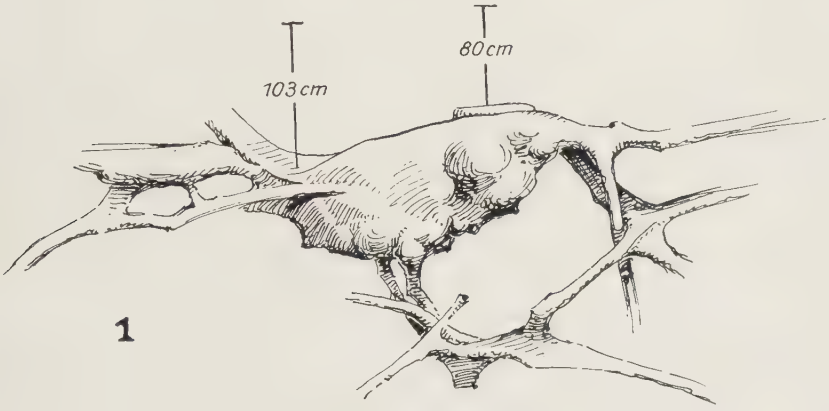


Abb. 25. Die ungeklärte Grenzkammer von C-VII; Seitenansicht

Viele, auch nichtabgeformte Nester haben in ihrem oberen Teil ziemlich dicht unter der Erde eine Riesenkammer, und zwar immer nur eine einzige, von rund 60 zu 40 zu 25—30 cm. Sie war immer leer, ohne Pilzgarten. In C-I wurde ebenfalls eine solche gefunden, sie war aber nicht ausgegossen und darum fehlt die Abbildung. In keinem der übrigen Ausgüsse gab es eine dieser Riesenkammern. Ihr Zweck blieb mir unbekannt.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die Nestöffnungen auf der mittleren Gegend des Nestspiegels haben keine direkte Verbindung mit der Kammerzone, sondern enden in Höhe des Ringsystems bzw. münden in dieses selber.
2. Von dem Ringsystem gehen radial die unterirdischen Schleppkanäle aus.
3. Die drei Typen der Kanäle bewältigen den gleichen Verkehr nach dem Satze $2\pi r$.
4. „Haupt- oder Meisterkanäle" gibt es nicht.

Hieraus folgt für die Bekämpfung:

1. Die mittleren Nestöffnungen eignen sich nicht für die Bekämpfung, denn die dort eingeleiteten Giftstoffe werden nach außen abgeleitet.
2. Der „Haupt- oder Meisterkanal" braucht nicht erst gesucht zu werden.

Fraß von Lepidopteren im Kambium gesunder Kiefern in Mittel- und Nordamerika

Von

Günther Becker, Berlin-Dahlem

Mit 3 Abbildungen

Inhalt: I. Vorbemerkung über die Nadelwälder Guatemalas. — II. Primärfraß einer Aegeriiden-Art in Guatemala. 1. Aussehen von Raupe und Puppe. 2. Fraßbild und Entwicklung. 3. Brutbäume, Verbreitung und Schädlichkeit. — III. Primärfraß anderer Lepidopteren-Raupen in Guatemala. — IV. Lepidopteren als Schädlinge des Koniferen-Kambiums in Nordamerika. — V. Zusammenfassung. — VI. Literaturverzeichnis.

Die wiedergegebenen Beobachtungen wurden im April und Mai 1951 während eines Aufenthaltes in Guatemala (Mittelamerika) gemacht. Hier war im Auftrag der Food and Agriculture Organization (FAO) der Vereinten Nationen (UN) eine Borkenkäfer-Kalamität in den Nadelwäldern der Hochgebirge zu untersuchen gewesen. (G. Becker 1951.)

Da der Aufenthalt des Verf. in Mittelamerika auf wenige Monate beschränkt war, sind die Untersuchungen über die im Kambium lebender Kiefern fressenden Schmetterlingsraupen zwangsläufig unvollständig. Weil aber diese in Europa fehlenden Primärschädlinge für Mittelamerika offenbar erstmalig festgestellt wurden, verlohnt sich eine Beschreibung des Beobachteten, die durch eine kurze Zusammenstellung des über Lepidopterenfraß im Koniferen-Kambium aus Nordamerika Bekannten ergänzt werden soll.

I. Vorbemerkung über die Nadelwälder Guatemalas

Die Gebirge Guatemalas tragen ausgedehnte Nadelwälder natürlicher Zusammensetzung. In den höheren Lagen über 2000 m sind an den meisten Stellen Koniferen die einzigen Bäume des Bestandes. *Pinus caribaea* Morelet (= *P. cubensis* Griseb.) kommt nur in niedrigen Lagen vor. *Pinus oocarpa* Schiede, *Pinus tenuifolia* Benth. und *Pinus montezumae* Lamb. wachsen in Höhen von ungefähr 1000—2000 m. *Pinus pseudostrobus* Lindl. reicht von den mittleren Lagen bis in ungefähr 3000 m-Gebiete hinauf. Von größenordnungsmäßig 2000 bis etwa 3500 m ist *Pinus rudis* Endl. eine weit verbreitete Art. Oberhalb von rund 2500 m gedeiht *Pinus ayacahuite* Ehrenb. als sehr häufiger Baum des Kordillerengebirges. In den hohen Lagen kommt außerdem *Abies religiosa* Lindl. (= *Abies guatemalensis* Standley) als einzige Tannenart des Landes vor[1]).

Die Wälder werden nicht gepflegt; vielmehr verlieren sie nicht nur beständig infolge starker Nutzung und fortgesetzter Brandrodungen zur Ackerlandgewinnung an Substanz, sondern auch durch laufende Entfernung der guten Stämme an den zugänglicheren Stellen an Wert. Hinzu kommt eine seit Jahrzehnten bestehende Bedrohung und schwere Schädigung durch Borkenkäfer der Gattung *Dendroctonus*. Die vier Arten *Dendroctonus adjunctus* Blandf., *D. mexicanus* Hopk., *D. parallelocollis* Chap. und *D. barberi* Hopk. sind sehr gefährliche Primärschädlinge, die auch völlig gesunde und ungeschwächte Bäume regelmäßig angreifen, während zwei weitere größere Arten, *Dendroctonus beckeri* Thatcher und *D. terebrans* Oliv., zwar ebenfalls Primärschäden anrichten, aber doch vorzugsweise frische Stubben oder bereits geschwächte Koniferen befallen und eine viel geringere wirtschaftliche Bedeutung haben. (Vgl. G. Becker 1951 und später. Die Artbestimmungen hat T. O. Thatcher durchgeführt.)

---

[1]) Eine eingehende Untersuchung über „Die Kiefern Guatemalas" hat F. Schwerdtfeger durchgeführt. Durch Überlassung seiner noch nicht veröffentlichten Arbeit konnten einige Art- und Höhenangaben gegenüber der früheren (betont vorläufigen) Übersicht berichtigt werden.

II. Primärfraß einer Aegeriiden-Art in Guatemala

Im Kambium verschiedener Kiefernarten wurden im April und Mai 1951 in den Gebirgswäldern Guatemalas regelmäßig Raupen eines Schmetterlings gefunden. An älteren Fraßstellen waren häufig noch leere Schmetterlingspuppenhüllen zu sehen. Weiterzucht der Raupen ergab, daß die häufige Raupenart und eine von zwei Puppenhüllensorten zueinander gehörten. Leider schlüpften keine Falter, so daß eine Artangabe nicht möglich ist. Nach Bestimmung der Raupen und Puppenhüllen durch H. W. Capps-Washington handelt es sich um eine Aegeriide.

1. Aussehen von Raupe und Puppe

Die Raupen (Abb. 1) werden bis zu ungefähr 25 mm lang. Von zehn am 17. April eingesammelten Tieren hatten acht eine Länge von 18 bis 25 mm, zwei maßen nur 12 und 14 mm. Die größeren Tiere waren rund 3 mm breit. Der ganze Körper ist gleichmäßig

Abb. 1. Aegeriiden-Raupe aus dem Kambium lebender Kiefern in Guatemala

dick, nur die drei letzten Segmente sind etwas verjüngt. Die Körperfarbe der Raupen ist gelblich-weiß. Die Kopfkapsel ist braun, die Mandibeln sind ziemlich dunkel. Das Analsegment trägt dorsal eine kleine, bräunlich, etwas dunkler als der übrige Körper chitinisierte Kappe; ventral befinden sich zwei kleine Hakenkränze. Die Beine sind deutlich ausgebildet. Über den Körper verteilt sind einzeln stehende braune Haare. Auf dem 3. bis 6. Abdominalsegment stehen elliptische Häkchenkränze auf den wulstförmigen Erhebungen.

Die Puppen sind im allgemeinen 14 bis 18 mm lang. Ihre Gestalt zeigt (an einem infolge unvollkommener Ernährung besonders kleinen Tier) Abb. 2. Die Puppenhüllen sind einfarbig braun; sie erscheinen dunkel, wenn sie die Puppe enthalten, sehr hell braun, wenn sie leer sind. Farbmuster irgendwelcher Art sind nicht vorhanden.

2. Fraßbild und Entwicklung

Von der fraglichen Aegeriiden-Art werden lebende gesunde Kiefern befallen. Fraßgänge wurden meist von ungefähr 30 cm bis ungefähr 120 cm Höhe über dem Erdboden, selten höher beobachtet. Sie befinden sich vorzugsweise in der Nähe irgendwelcher Verletzungen, von Aststümpfen, Ästen oder Unregelmäßigkeiten der Stammoberfläche.

Die Aegeriiden-Falter legen ihre Eier anscheinend einzeln ab. Die Raupen leben jedenfalls immer (in allen untersuchten Fällen) in getrennten Fraßgängen, und diese treten nur selten zu mehreren benachbart auf.

Abb. 2. Puppe der im Kambium gesunder Kiefern in Guatemala fressenden Aegeriide

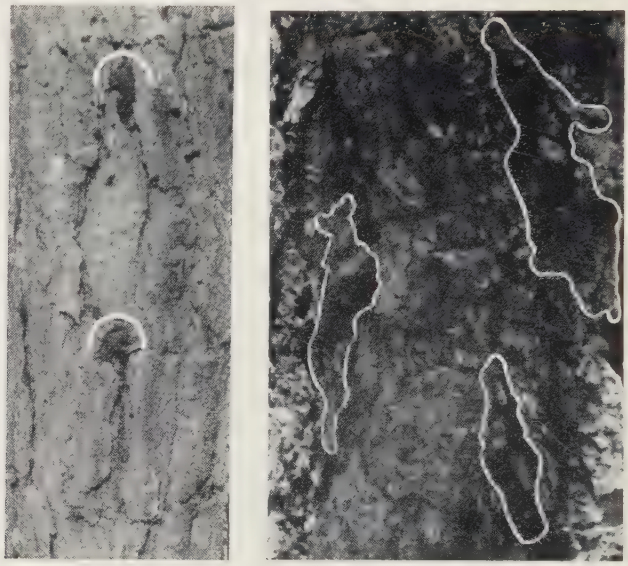


Abb. 3. Harzfluß an *Pinus rudis* Endl. infolge des Fraßes von Aegeriiden-Raupen im Kambium. — Links: Zwei Harzausflüsse an einem ≈ 30 cm dicken Stamm. — Rechts: Drei Harzausflüsse. (Zur besseren Kenntlichmachung weiß umrandet.) Auf ≈ 1/2 verkleinert

Die Aegeriiden-Raupen fressen im Kambium. Sie halten sich in der hellen Bastschicht auf und benagen, wenn sie größer sind, auch die äußeren Holzjahrringe. Der Fraßgang führt im Stamm zunächst ungefähr 1 bis 3 cm aufwärts in Stammrichtung und wendet sich dann zur Seite. Er verläuft hier selten annähernd waagerecht, sondern meist mehr oder weniger nach oben gekrümmt. Bisweilen ist der Gang gegabelt; beide Seitenzweige können dann verschieden lang sein. Die Länge des Fraßganges wechselt sehr. Im allgemeinen beträgt sie bei erwachsenen Tieren etwa 10 cm; besteht der Fraßgang aus zwei Teilen, sind diese kürzer. Die Länge kann auch geringer sein, wenn die Raupen mehr platzartig fressen. Von diesen Stellen abgesehen, sind die Larvengänge im ganzen Verlauf annähernd gleichmäßig breit. Ihr Durchmesser beträgt bei erwachsenen Raupen 5 bis 8 mm.

Die durchgehend gleiche Breite des Fraßganges zeigt, daß sich die Larven darin umherbewegen. Sie tun es langsam. Man findet sie meist am inneren Ende des Ganges. Dieser ist leer bis auf den sehr harzhaltigen flüssigen

Kambialsaft, der die Wände überzieht und das Ganginnere zum Teil erfüllt, so daß die Raupen von ihm ständig umgeben sind. Nimmt man sie aus ihrem Fraßgang heraus, so sind sie nach Trockenwerden von einer rötlich-weißlichen Harzkruste überzogen. Die Anpassung an den hohen Harzgehalt der Umgebung und der Nahrung ist bemerkenswert.

Das von dem verletzten und durch den Larvenfraß beständig erneut gereizten Baum ausgeschiedene Harz fließt aus der Gangöffnung heraus und erstarrt an der Austrittsstelle (Abb. 3). Es ist vermischt mit den Kotpartikeln der Raupe. Diese sind, wenn das Tier sie ausscheidet, annähernd walzenförmig, sehr weich und rötlich bis dunkel-rötlichbraun gefärbt. Man kann sie noch lange als griesförmige Partikel in dem erstarrten Harzausfluß erkennen. Offenbar frißt die Raupe alles, was sie zernagt; denn andere Bestandteile als den Kot enthält die aus dem Gang fließende Harzmasse nicht. Dennoch ist die aufgenommene feste Nahrungsmenge gering; sie muß gut ausgewertet werden, oder der in den Fraßgang abgegebene Kambialsaft ist ein zusätzlicher Bestandteil der Larvenernährung. — Bei Reizung geben die Larven einen rötlichen Flüssigkeitstropfen aus dem Munde ab.

Der Aegeriiden-Befall ist infolge des starken Harzausflusses leicht erkennbar. Die rötliche bis rötlichbraune zähe Harzmasse bildet mehrere wellenförmige übereinander laufende Wülste. Die Ausdehnung der Harzstelle kann 5 bis 7 cm betragen; sie ist in frischem Zustand meist 2 bis 3 cm dick. Die bis auf die Querfalten undifferenzierten Harzausflüsse lassen sich von den kennzeichnend geformten *Dendroctonus*-Harzröhren (vgl. G. Becker 1951) leicht unterscheiden. Auch wenn sie nach längerer Zeit von Witterungseinflüssen sehr abgetragen und verkleinert sind, bleibt ihre Gestalt und der bei den Aegeriiden vorhandene Gehalt an dem griesartigen Kot noch zu erkennen.

Zur Verpuppung dringen die Raupen in die Harzmasse an der Stammoberfläche ein. Sie fertigen einen glattrandigen Kanal an, in dem die Puppe ruht, von der Oberfläche der Harzmasse durch eine dünne Schicht getrennt. Kurz vor dem Schlüpfen des Falters schiebt sich die Puppe mit dem Vorderende aus der Harzmasse heraus, so daß der Falter ungehindert schlüpfen kann. Man findet die leeren Puppenhüllen noch in stark eingetrockneten Harzausflüssen; anscheinend überdauern sie wenigstens 1 Jahr.

Während für die in Nordamerika in Koniferen lebenden Aegeriiden eine zwei- bis dreijährige Generationsdauer angegeben wird (J. Brunner, E. P. Keen, J. V. Schaffner Jn.), scheint die Entwicklungszeit der Guatemala-Aegeriide nicht länger als 1 Jahr zu sein; denn im April und Mai wurden nur ganz oder fast ausgewachsene, aber keine deutlich kleineren Raupen gefunden, die auf einen zweijährigen Zyklus hinweisen könnten. Die Larven verpuppen sich anscheinend im Juni-Juli. Die Flugzeit der Falter dürfte also — wie bei den meisten Insekten des Landes — in der Regenzeit sein, und zwar ohne Überliegen der Puppen im gleichen Sommer.

3. Brutbäume, Verbreitung und Schädlichkeit

Mit Raupen besetzte und ältere Aegeriiden-Fraßgänge wurden am häufigsten in *Pinus rudis* Endl., einer weit verbreiteten Hochgebirgskiefer mit sehr dicker Rinde und besonders starkem Harzfluß, gefunden. Sie wurden außerdem in *Pinus pseudostrobus* Lindl. und *Pinus oocarpa* Schiede beobachtet.

Die Schädlinge traten in sehr verschieden dicken Stämmen auf. Am häufigsten sind sie anscheinend in Kiefern von 15 bis 25 cm Durchmesser (in Brusthöhe); sie kommen aber in stärkeren Stämmen von ungefähr 30 cm Durchmesser ebenso vor, wie sie in jungen Bäumen von *Pinus rudis* mit nur 6 cm Stammdurchmesser gesehen wurden.

Irgendwie leicht beschädigte oder anderweitig ein wenig geschwächte Bäume, wozu auch vorhergehender Aegeriiden-Befall zu rechnen ist, scheinen bei der Eiablage bevorzugt zu werden, oder sie bieten den Raupen günstigere Entwicklungsmöglichkeiten. In deutlich kränkelnden oder gar gefällten Kiefern dagegen wurden keine Raupen gefunden. (Man kann fast erwachsene Larven aber in abgetrennten Stammstücken bis zur Verpuppung bringen.) In jüngeren Beständen mit annähernd gleich alten *Pinus rudis* waren besonders die Bäume mit mechanischen Verletzungen und die bereits zapfentragenden befallen. Verstärkter Harzduft und Unregelmäßigkeiten der Stammoberfläche regen wohl zur Eiablage an.

Einzeln stehende Stämme und Bäume an Wegen und Bestandesrändern sind offenbar gefährdeter als im Bestandesinnern befindliche Kiefern. Ob dies durch Phototaxis der Falter oder den physiologischen Zustand der Bäume bedingt ist, kann nicht entschieden werden.

Die Aegeriiden kommen in Guatemala sowohl im Kordilleren-Gebirge wie in der Sierra de las Cuchumatanes vor. Soweit die Beobachtungen darüber ausreichen, scheinen die Verbreitungsgrenzen zwischen etwa 1800 und 2800 m Höhe zu liegen. Im Höhenbereich von 2000 bis 2600 m wurden die Schädlinge regelmäßig gefunden.

Bei einzeln stehenden oder am Waldrand der Sonne voll ausgesetzten Stämmen wurden Aegeriiden-Fraßgänge bevorzugt an der Nordseite, kaum aber an der Südseite beobachtet. Im Bestandesinnern oder an anderen schattigeren Stellen ließen sich solche Unterschiede nicht feststellen.

Die jeweils an einem Stamm auftretende Zahl an Aegeriiden-Raupen ist nicht groß. Es wurden nicht mehr als etwa 10 Fraßstellen derselben Generation gefunden; in der Regel lebten im April/Mai an einem Stamm nur 2 bis 5 nahezu vollentwickelte Larven. Auch die Zahl der älteren Fraßgänge, die man an den Harzresten noch nach mehreren Jahren erkennen kann, ergab in keinem beobachteten Falle einen größeren Durchschnitt an Schädlingen je Baum und Jahr.

Gering ist nicht nur die Befallsdichte an den einzelnen Stämmen, sondern auch im gesamten Waldbestand der Gebirge Guatemalas. Jeweils nur ein kleiner Teil der Bäume zeigt Aegeriiden-Schäden.

Welche Gründe für die geringe Individuenzahl und Verbreitungsdichte entscheidend sind, ist unklar. Z. B. kann die Sterblichkeit der Junglarven im Harz der angegriffenen Bäume groß sein; Entwicklungsausfall durch zu starke Erwärmung des Kambiums der gerade bevorzugt befallenen Stämme an den Bestandesrändern kann eine Rolle spielen; über die Anfälligkeit der Imago und des Eistadiums ist nichts bekannt.

Von Bedeutung für den Massenwechsel der Art ist fraglos eine Parasitierung durch Tachinen. Ein Teil der vom Verf. und später von Prof. Dr. F. SCHWERDTFEGER gehaltenen Aegeriiden-Raupen war von ihnen parasitiert, und in frischen und alten Aegeriiden-Gängen wurden recht häufig Tachinen-Puppen oder leere Tönnchen gefunden. Der Parasitierungsgrad scheint stellenweise 30% zu überschreiten. Die Verpuppung der Tachinen,

die von Mitte Mai an beobachtet wurde, findet im Fraßgang der Wirtsraupe statt. Wenn die 8 ... 10 mm langen, weißlich-gelben Tachinenlarven diese verlassen haben, wandern sie lebhaft umher. Sie verpuppen sich (wie im Zuchtglas beobachtet wurde) in weniger als einem Tage. Die Tönnchen findet man in der Nähe des Ausgangs des Fraßganges hinter dem Harzausfluß. Sie sind dunkelbraun und 7 ... 8 mm lang. Die schlüpfenden Tachinen bohren sich durch die Harzschicht nach außen. — Es bleibt fraglich, ob die nach Zuchtbeobachtungen etwa im Juni schlüpfenden Tachinen einen Zwischenwirt haben, oder ob bereits die Eilarven der Aegeriiden parasitiert werden.

Die wirtschaftliche Bedeutung der Aegeriiden ist nicht nur wegen der schwachen Befallsdichte und Verbreitung gering; auch der Schaden, der dem angegriffenen Baum zugefügt wird, ist verhältnismäßig unwesentlich. Es wurden Kiefern untersucht, die offenbar Jahr für Jahr einige Aegeriiden-Raupen beherbergt hatten und doch einen ungeschwächten Eindruck machten. Das gebildete Holz wird natürlich durch die Bohrgänge und deren Überwallung entwertet. Gefährlich werden können diese Primärschädlinge dadurch, daß die von ihnen verursachten Harzausflüsse Borkenkäfer anlocken. *Dendroctonus adjunctus* Blandf., *D. mexicanus* Hopk., *D. parallelocollis* Chap. und *D. barberi* Hopk. greifen freilich auch völlig unbeschädigte Bäume an. Abei der sonst bedeutend weniger als diese gefährliche große *Dendroctonus beckeri* Thatcher kann zusammen mit den Aegeriiden, hier dann als der entscheidende von beiden Schädlingen, Kiefern zum Absterben bringen.

Bekämpfungsmaßnahmen gegen die Aegeriiden sind, solange die gegenwärtigen Verhältnisse in der Waldwirtschaft und im Massenwechsel der Art herrschen, nicht erforderlich. Einzelne stärker befallene Stämme, die immer wieder erneut als Brutplätze der Art dienen, sollten vor der Verpuppung der Raupen gefällt und aufgearbeitet werden.

III. Primärfraß anderer Lepidopteren-Raupen in Guatemala

Im Kambium eines mittelstarken Stammes von *Pinus rudis* wurde Ende April bei Quezaltenango in 2500 m Höhe eine etwa 4 mm lange, sehr dünne Raupe gefunden, die besonders durch eine zinnoberrote Zeichnung gekennzeichnet war.

Das Tier besaß eine braune Kopfkapsel. Das erste Thorakaltergit war bis auf vier kleine rote Tupfen farblos, die anderen Thorakalsegmente waren unregelmäßig rötlich gesprenkelt. Die Beine waren deutlich ausgebildet. Auf den Abdominalsegmenten war eine sich von der gelblichen Grundfarbe sehr abhebende zinnoberrote Zeichnung in kennzeichnendem (hier nicht wiedergegebenem) Muster bemerkenswert. Ventral zeigten das 3. bis 6. Abdominalsegment Erhebungen mit kreisförmigem Häkchenkranz. Das letzte Abdominalsegment trug dorsal eine stark ausgeprägte, rundliche, braun skulpturierte Platte, ventral zwei Schieber mit Häkchen. Außerdem ist einzelstehende lange Behaarung erwähnenswert.

Im Kordilleren-Gebiet bei Maria Tecún und Los Trojados in etwa 3000 m Höhe wurden Ende Mai im Kambium von *Pinus ayacahuite* und von *Pinus rudis* kleine, bis 8 mm lange, einheitlich dunkelgrau gefärbte Lepidopteren-Larven gefunden. Ihre Fraßgänge schürften nicht wie die der Aegeriiden-Raupen das Holz, sondern die Rindenschicht. Der Befund wurde an einem alten Baum von *P. ayacahuite* in dichtem Bestand und mehreren jüngeren von *P. rudis,* die in Gruppen von mehreren Bäumen frei standen, beobachtet. In beiden Fällen waren die Stämme mit Flechten und Moos bewachsen. Als Folge des Befalls waren einzelne große Harztropfen an jeder Fraßstelle ausgetreten, die im Falle von *P. ayacahuite* glasklar waren und in ihrer Menge ein eigenartiges Bild boten. Die Befallsdichte läßt eine Schädigung der angegriffenen Bäume erwarten. Das Vorkommen in *Pinus ayacahuite* ist bemerkenswert, da diese Kiefernart von den gefährlicheren *Dendroctonus*-Arten nicht angegriffen wird. Leider konnten die kleinen Raupen nicht weitergezüchtet werden.

IV. Lepidopteren als Schädlinge des Koniferen-Kambiums in Nordamerika

Befall lebender Koniferen durch Lepidopteren ist auch in den Wäldern Nordamerikas keine Seltenheit. Die wichtigsten Arten sind genauer untersucht worden, und ihre Lebensweise und Schädlichkeit sind bekannt.

Während in den Wäldern des Ostens der Vereinigten Staaten anscheinend nur *Parharmonia pini* Kellicott („pitch-mass borer"), dessen Verbreitung von Georgia und Tenessee bis nach Kanada reicht, eine Bedeutung als Koniferen-Schädling hat (J. V. SCHAFFNER Jr.), ist die Artenzahl der Kambium-Schmetterlinge in den westlichen Wäldern größer (F. P. KEEN 1938). Hier sind in älteren Nadelbäumen *Vespamima sequoia* Hy. Edw. („Sequoia pitch moth"), *Aegeria novaroensis* Hy. Edw. („Douglas fir pitch moth"), *Parharmonia piceae* Dyar („Spruce pitch moth") und *Pinipestis zimmermani* Grote die wichtigsten; in jüngeren Bäumen verschiedener Nadelhölzer werden *Dioryctria ponderosae* Dyar („Ponderosa pitch moth"), *Dioryctria xanthaenobares* Dyar und *D. abietella* D. & S. (die beiden letzteren meist nur in Zweigen), *Laspeiresia inopiosa* Hein., *L. laricana* Busck, *L. leucobasis* Busck und mehrere *Petrova-(Evetria-)*Arten („pitch nodule moths") schädlich. — Einzelheiten enthält außer den hier genannten Arbeiten die Monographie der nordamerikanischen Aegeriiden („Glasflügler") von G. P. ENGELHARDT (1946).

Die nordamerikanischen Aegeriiden-Arten greifen ebenfalls völlig gesunde Bäume an. Für die Eiablage werden verletzte Stellen oder Astnähe bevorzugt. Manche Arten dringen auch bevorzugt dicht über dem Erdboden in den Stamm ein. Die Raupen fressen Gänge in der inneren Rinde und der äußersten Holzschicht, die artweise etwas verschieden geformt sind. Als ihre Hauptnahrung wird der harzige Baumsaft angegeben. Der starke Harzausfluß, der die Namen „pitch moth" oder „pitch-mass borer" für die Tiere veranlaßt hat, ist ein deutliches Merkmal ihres Befalls.

Die Generationsdauer ist in Nordamerika bei einigen Arten zwei- bis vierjährig, bei anderen ein- bis dreijährig. Die Larven überwintern; die Verpuppung findet im Frühling statt; Flugzeit der Imagines ist im Sommer.

Als natürliche Feinde sind teils (bei *Aegeria novaroensis*) Tachiniden, die bis zu 20% der Raupen parasitiert hatten (J. BRUNNER 1915a), teils (bei *Pinipestis zimmermani*) Pimpliniden mit etwa 80% Raupenparasitierung, *Ichneumon* und in den Rocky Mountains, nicht aber an der Pazific-Küste *Dryobates*-Spechte (J. BRUNNER 1915b) beobachtet worden.

Sehr lästig ist der Lepidopteren-Befall in Koniferen-Anlagen, in denen es ohne Bekämpfungsmaßnahmen zu starker Ausbreitung der Tiere kommen kann (R. H. WEIDMANN und G. T. ROBBINS). Eingeführte Arten (z. B. *Pinus silvestris, P. pinaster, P. halapensis* u. a.) erwiesen sich als besonders empfindlich und zeigten einen stärkeren Befall als dort einheimische Koniferen, wie R. H. WEIDMANN und G. T. ROBBINS für *Vespamima sequoia*, E. P. KEEN (1938) für *Dioryctria ponderosae* angeben.

Die Fraßtätigkeit dieser Primärschädlinge führt allein nicht zum Absterben der Bäume, höchstens einzelner Teile, schwächt sie aber und kann anschließenden Borkenkäferangriff begünstigen. Befall durch *Dendroctonus monticolae* führt dann aber wegen der Austrocknung in 2 bis 3 Wochen zum Absterben der Raupen von *Vespamima sequoia* (J. BRUNNER 1914).

Zwar wird die Lebensfähigkeit der befallenen Bäume durch die Kambial-Lepidopteren nicht eingeschränkt, aber das gebildete Holz wird durch die unregelmäßig überwallten Fraßgänge entwertet. Bei stärkerem Auftreten und für ausgewählte Bäume werden daher Bekämpfung durch Ausschneidung der Larven oder Puppen oder andere mechanische Maßnahmen empfohlen.

V. Zusammenfassung

Im Kabium gesunder Kiefern in Guatemala wurden Aegeriiden-Raupen gefunden, die hier als ausgesprochene Primärschädlinge fressen.

Das Aussehen von Raupe und Puppe wird beschrieben. Die Imago ist bisher unbekannt.

Die Aegeriiden befallen lebende, gesunde Kiefern meist in etwa 30 bis 120 cm Höhe über dem Erdboden, vorzugsweise in Nähe von Verletzungen der Rinde, Aststümpfen, Ästen oder Unregelmäßigkeiten der Stammoberfläche. Die Eier werden anscheinend einzeln abgelegt; jede Raupe frißt für sich allein.

Die am Ende der Raupenentwicklung bis zu 10 cm langen und unterschiedlich 5 bis 8 mm breiten Fraßgänge verlaufen anfangs senkrecht, dann annähernd waagerecht in der hellen Bastschicht und schürfen den Holzkörper. Sie sind bis auf den sehr harzhaltigen Kambialsaft leer.

Aus der Fraßgangöffnung läuft eine mit Kotpartikeln vermischte zähe Harzmasse, die rötlich bis dunkelrötlich-braun gefärbt und bis auf wellenförmige Querwülste undifferenziert ist. Dieser Harzausfluß läßt den Befall deutlich erkennen und von dem Fraßbild der *Dendroctonus*-Arten äußerlich unterscheiden. Die Tiere verpuppen sich in der zähen Harzmasse; die aus dieser nach dem Schlüpfen der Falter etwas vorragenden leeren Puppenhüllen bleiben noch längere Zeit darin enthalten.

Die Generation scheint einjährig, die Verpuppung im Juni-Juli, der Falterflug in der gleichen Regenzeit zu sein.

Die Aegeriiden wurden besonders häufig in *Pinus rudis* Endl., außerdem in *Pinus pseudostrobus* Lindl. und *Pinus oocarpa* Schiede in verschieden dicken Stämmen beobachtet. Leicht beschädigte und einzeln oder am Waldrand stehende Bäume werden bevorzugt. Die Tiere wurden im Höhenbereich von 2000 bis 2600 m regelmäßig gefunden; die Verbreitungsgrenzen scheinen bei 1800 und 2800 m zu liegen.

Die Befallsdichte ist sowohl in dem einzelnen Stamm wie in den Beständen insgesamt sehr gering. Der Massenwechsel wird durch Tachinen-Parasitierung beeinflußt. Die Bedeutung der Aegeriiden als Schädlinge ist gering. Die befallenen Bäume überwinden den Angriff ohne Beeinträchtigung, sofern nicht *Dendroctonus beckeri* Thatcher oder die gefährlicheren *Dendroctonus*-Arten hinzukommen. Bekämpfungsmaßnahmen gegen die Aegeriiden sind in Guatemala bisher nicht erforderlich.

Es wurden zwei andere Lepidopteren-Arten in *Pinus rudis* Endl. in 2500 m und in *Pinus ayacahuite* Ehrenb. und *Pinus rudis* in rd. 3000 m Höhe gefunden. Über diese Arten kann wenig gesagt werden.

Das über Lepidopteren als Schädlinge in Kambium lebender Kiefern aus Nordamerika Bekannte wird kurz zum Vergleich zusammengestellt.

VI. Literaturverzeichnis

Becker, G.: Ausdehnung und Ablauf der *Dendroctonus*-Kalamität in Guatemala. Z. angew. Entomol. 33 (1951) 186—209.

Becker, G.: Beiträge zur Kenntnis der *Dendroctonus*-Arten in Guatemala. Z. angew. Entomol. (In Vorbereitung.)

Brunner, J.: The Sequoia Pitch Moth, a Menace to Pine in Western Montana. U. S. Dept. Agric. Bull. 111 (1914) 1—11.

Brunner, J.: Douglas Fir Pitch Moth. U. S. Dept. Agric. Bull. 225 (1915) 1—23.

Brunner, J.: The Zimmerman Pine Moth. U. S. Dept. Agric. Bull. 295 (1915) 1—12.

Doane, R. W., E. C. van Dyke, W. J. Chamberlin u. H. E. Burke: Forest Insects. New York - London 1936.

Engelhardt, G. P.: The North American Clear-Wing Moths of the Family Aegeriidae. U. S. Nat. Mus., Bull. 190 (1946) 1—222.

Keen, F. P.: Insect Enemies of California Pines and their Natural Control. Calif. Dept. Nat. Res., Div. Forestry, Bull. 7 (1928) 1—133.

Keen, F. P.: Insect enemies of Western Forests. U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 273 (1938) 38—39, 139—140.

Schaffner, Jr. J. V.: Butterfliess and Moths. In: Craighead, F. C. u. a. Verfasser, Insect Enemies of Eastern Forests. U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 657 (1951) 464.

Schwertfeger, F.: Die Kiefern Guatemalas. (Unveröffentlichtes Manuskript.)

Weidmann, R. H. u. G. T. Robbins: Attacks of Pitch Moth and Turpentine Beetle on Pines in the Eddy Arboretum. J. Forestry 45 (1947) 428—433. — Ref.: Rev. appl. Entomol. A (1949) 440.

Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald[1])

Teil I

Von

Erwin Schimitschek, Wien

Mit 6 Abbildungen

Inhalt: Einleitung. — A. Der Urwald Rotwald: Lage, Aufbau, klimatische Verhältnisse, pflanzensoziologische Verhältnisse, Beschreibung der Bestände. — B. Forstentomologische Untersuchungen. — Problemstellung. I. Allgemeines über die Zusammensetzung der Tierwelt des Urwaldes Rotwald. — II. Liste von im Rotwald festgestellten Insekten, die nicht als Lagerholzbewohner auftreten. — III. Die Befallsfolgen der absterbenden Urwaldstämme und des Lagerholzes: Zersetzung des Lagerholzes (Dauer, Zersetzungsbilder). Feuchtigkeitsverhältnisse des Lagerholzes. Temperaturverhältnisse des Lagerholzes. — Die Zersetzungsphasen und die Befallsfolgen: 1. Die Befallsfolgen der Kambialzone. — 2. Die Befallsfolgen des Holzkörpers.

Das Urwaldproblem hat für den Naturwissenschaftler jeder Richtung, besonders aber für den Biologen, den Ökologen, wie für den Forstmann ungemein viel Anziehendes. Nicht nur jede Wanderung durch ein ausgesprochenes Urwaldgebiet hat Erhebendes an sich, noch viel mehr die naturwissenschaftliche Arbeit im Urwalde.

In Mitteleuropa sind Urwaldreste nur mehr ganz vereinzelt vorhanden und haben geringe Ausdehnung. Wer nicht das Glück hat, große umfangreiche Urwaldgebiete kennen zu lernen, wie sie zum Teil noch im Südosten Europas und in Nordostanatolien vorhanden sind und die (wie ich dies in Anatolien feststellen konnte) vielfach einen anderen Charakter aufweisen, dem bleiben die Reste mitteleuropäischer Urwälder für das Studium des Urwaldes, soweit man die Möglichkeit erwirbt, in ihnen arbeiten zu können.

Bereits von Guttenberg hat sich nicht nur für die Erhaltung der Urwaldreste eingesetzt, sondern besonders auch für die Schaffung eines Naturschutzgebietes in Österreich.

In der österreich-ungarischen Monarchie bestanden in Österreich eine Anzahl von Reservationen, die von den Besitzern nicht genutzt und im Urzustande belassen wurden. Es waren dies der „Rotwald" im Forstamte Langau (Niederösterreich), der „Kubany-Urwald" im Böhmerwald, ein Urwaldbestand in der Gotschee (Auersperg'scher Besitz), Reservate im Altvatergebirge, an der böhmisch-bayrischen Grenze und im Brdywald in Böhmen (Konytschek). Diese Reservate waren dazu bestimmt den Urwaldzustand zu erhalten (Rotwald, Kubany, Konytschek) oder den Urwaldcharakter wieder herzustellen. Das Interesse an der Erhaltung von Urwaldresten und die Schaffung von Naturschutzgebieten, in der durch den Menschen umgestalteten Kulturlandschaft, geht also auf alte Bestrebungen des Naturschutzgedankens zurück.

[1]) Abgeschlossen 1945.

Die Bearbeitung der Lebensgemeinschaft Urwald war nun eine der Aufgaben, die ich mir als Leiter des ehemaligen Südostinstitutes für Wald- und Holzforschung gestellt hatte. Sowohl die Frage „Lebewesen und Umwelt" wie die übergeordnete Frage „Lebensgemeinschaft und Umwelt" sollten in durch menschliche Eingriffe nie veränderten und nie beeinflußten Urwäldern studiert werden. Zu diesem Zwecke wurde der Arbeitskreis „Urwald" geschaffen.

Da durch die kriegsbedingten Verhältnisse die Bearbeitung südosteuropäischer Urwälder nicht wie geplant in Angriff genommen werden konnte, wurde nach einem geeigneten größeren Urwald in deutschem Gebiete gesucht. Es gelang die Arbeit im größten Urwald auf deutschem Boden, dem Urwald Rotwald in Angriff zu nehmen.

Im Rahmen der gesamten Urwalduntersuchungen sollten die allgemeinen und besonderen Verhältnisse, wie sie im Urwalde vorliegen, in langjähriger Arbeit möglichst lückenlos erfaßt und mit den Verhältnissen des Wirtschaftswaldes des gleichen Gebietes in Vergleich gesetzt werden. Die allgemeinen ökologischen Verhältnisse des Urwaldes überhaupt waren zu klären, die Methodik für umfassende Untersuchungen auszuarbeiten.

Die Arbeiten im Urwald Rotwald erstreckten sich auf meteorologische Untersuchungen, durchgeführt von Prof. Dr. Anton Schedler und Frl. Dr. Roller, bodenbiologische Untersuchungen von Prof. Dr. Walter Kubiena, forstentomologische Untersuchungen von Schimitschek, pflanzensoziologische Untersuchungen von Fr. Dr. Werner-Müller und mechanisch-technologische Untersuchungen des Holzes, ausgeführt von Prof. Dr. Mayer-Wegelin und Dipl.-Forstwirt Marianne Schulz-Brüggemann[2]).

Die hier niedergelegten forstentomologischen Untersuchungen und die speziellen über die Befallsfolgen der absterbenden und abgestorbenen Urwaldstämme (Lagerholzuntersuchungen) stellen eine der Arbeiten dar, die im Rahmen des Arbeitskreises Urwald des ehemaligen Südostinstitutes für Wald- und Holzforschung durchgeführt wurden.

Die Arbeit wurde 1943 im Urwald Rotwald begonnen und 1944 fortgesetzt. Die Weiterführung der Arbeit konnte sodann nicht mehr erfolgen. Es kann daher in der vorliegenden Arbeit das Vorhandensein einiger Lücken nicht vermieden werden. Zahlreiche Unterlagen, das Material, sind durch die Kriegsereignisse in Verlust geraten. Die Milben hatte Herr Sellnick (Königsberg) freundlicherweise zur Bestimmung übernommen, auch dieses gesamte Material ist nicht mehr vorhanden. Das doppelte zurückbehaltene Material konnte gerettet werden, Milben und Collembolen wurden von Prof. Kühnelt und seinen Schülern bestimmt, wofür auch hier bester Dank ausgesprochen sei. Immerhin können die Untersuchungsergebnisse allgemeiner Natur, ein Teil der Tierliste, Ergebnisse der quantitativen und qualitativen Untersuchungen hinsichtlich der Lagerholz- und den Boden bewohnenden Tiere gebracht werden. Ich gebe der Hoffnung Ausdruck, daß diese Untersuchungen über die Vergesellschaftung von Tieren und die Lebensgemeinschaften des mitteleuropäischen Urwaldes ihre Fortsetzung finden werden.

---

[2]) Inzwischen ist die einschlägige Arbeit von Mayer-Wegelin und Schulz-Brüggemann im Centralbl. für Forst- u. Holzw. 1952, Wien, erschienen.

A. Der Urwald Rotwald

Der Urwald Rotwald (Abb. 1) liegt im Gebiete der Lassing Alpen zwischen Ötscher und Dürrnstein in Niederösterreich.

Durch lange Zeit, von 1340 bis 1782 eignete das gesamte Waldgebiet dieser Gegend der Karthause Gaming, die am Beginne des 17. Jahrhunderts einen gesamten Grundbesitz von 300 000 Hektar besaß. Im Jahre 1782 ging der Waldbesitz in die Hand des Staates über. Das Gebiet des Dürrnstein und die anschließenden Gebiete bildeten einen Bestandteil der k. u. k. Kammeralherrschaft Gaming. Am Beginne des 19. Jahrhunderts wurden große Teile an Private verkauft; das Gebiet des Rotwald kaufte 1824 Albert Graf Festitits de Tolna, der es 1869 an eine Forstindustrie A. G. weitergab, aus deren Besitz es im Jahre 1884 in das Eigentum des Albert Baron Rotschild überging. Zur Zeit der Untersuchungen gehörte das Gebiet zum Forstamt Langau der Reichsforstverwaltung[3]).

Bis zur Jahrhundertwende bestanden die Waldnutzungen in diesen Gebieten in der Gewinnung von Kohlholz und Brennholz, die Nutzholzgewinnung trat demgegenüber ganz zurück. Das Kohlholz diente zur Versorgung der Eisenwerke mit Holzkohle, das Brennholz wurde (z. B. auf der Erlauf und weiter auf der Donau) auf den Wiener Markt gebracht (vgl. SCHIMITSCHEK 1935).

Sowohl während der Zeit der Brennholzgewinnung für die Versorgung von Wien, wie auch zur Blütezeit der Innerberger Gewerkschaften, die für den Betrieb der Zerennfeuer große Mengen von Holzkohle benötigten, blieb das Gebiet des Urwaldes Rotwald unangetastet, während die umliegenden Waldungen nach und nach kahl geschlagen und der Erzverarbeitung, der Eisenindustrie zum Opfer fielen. Diese Verschonung des Rotwaldes war nicht etwa einer besseren Einsicht zu verdanken, sondern ergab sich aus der ungünstigen Bringungslage des im verflossenen Jahrhundert gut aufgeschlossenen Gesamtgebietes. Die großen Waldgebiete zwischen Dürnstein-Ötscher und Lunz waren damals durch verschiedene Bringungsanlagen (Rollbahnen, Riesen, Trift usw.) sehr gut aufgeschlossen (vgl. SCHIMITSCHEK 1935). Später war die Erhaltung des Urwaldes der Vorliebe des Eigentümers und wohl auch jagdlichen Rücksichten zu danken. So hat der Urwald Rotwald glücklicherweise nie Eingriffe oder Zugriffe durch Menschenhand erfahren.

In einer Richtung unterscheidet sich der Rotwald von den Urwäldern, die nicht von Kulturwald umgeben sind und zwar in der Zusammensetzung der Säugetierwelt. Während in den großen, zusammenhängenden südosteuropäischen und anatolischen Urwäldern das Großraubwild wie Wolf und Bär doch stark vertreten sind und das Rotwild zurücktritt, war im Rotwald der Rotwildbestand — wenigstens zeitweise — außerordentlich hoch, man konnte von Überhegung sprechen. Dieser Umstand bewirkte den Verbiß der Tannenverjüngung, die sonst gewiß noch üppiger und zahlreicher wäre.

Jedenfalls stellt der Urwald Rotwald den größten primären mitteleuropäischen Urwald dar, in dem nie Nutzungen durch den Menschen erfolgten. So bot er in seiner ungestörten und unangetasteten Ursprünglichkeit ausgezeichnete Möglichkeiten für das Studium der Urwaldprobleme. Die umgebenden Waldgebiete wurden, wie bereits erwähnt, besonders zur Blüte-

[3]) Inzwischen ist von A. SINREICH eine Arbeit „Geschichtliches über den Rothwald", Österr. Vierteljahrschr. f. Forstwesen, Bd. 89, Heft 1/2, 1949, erschienen.

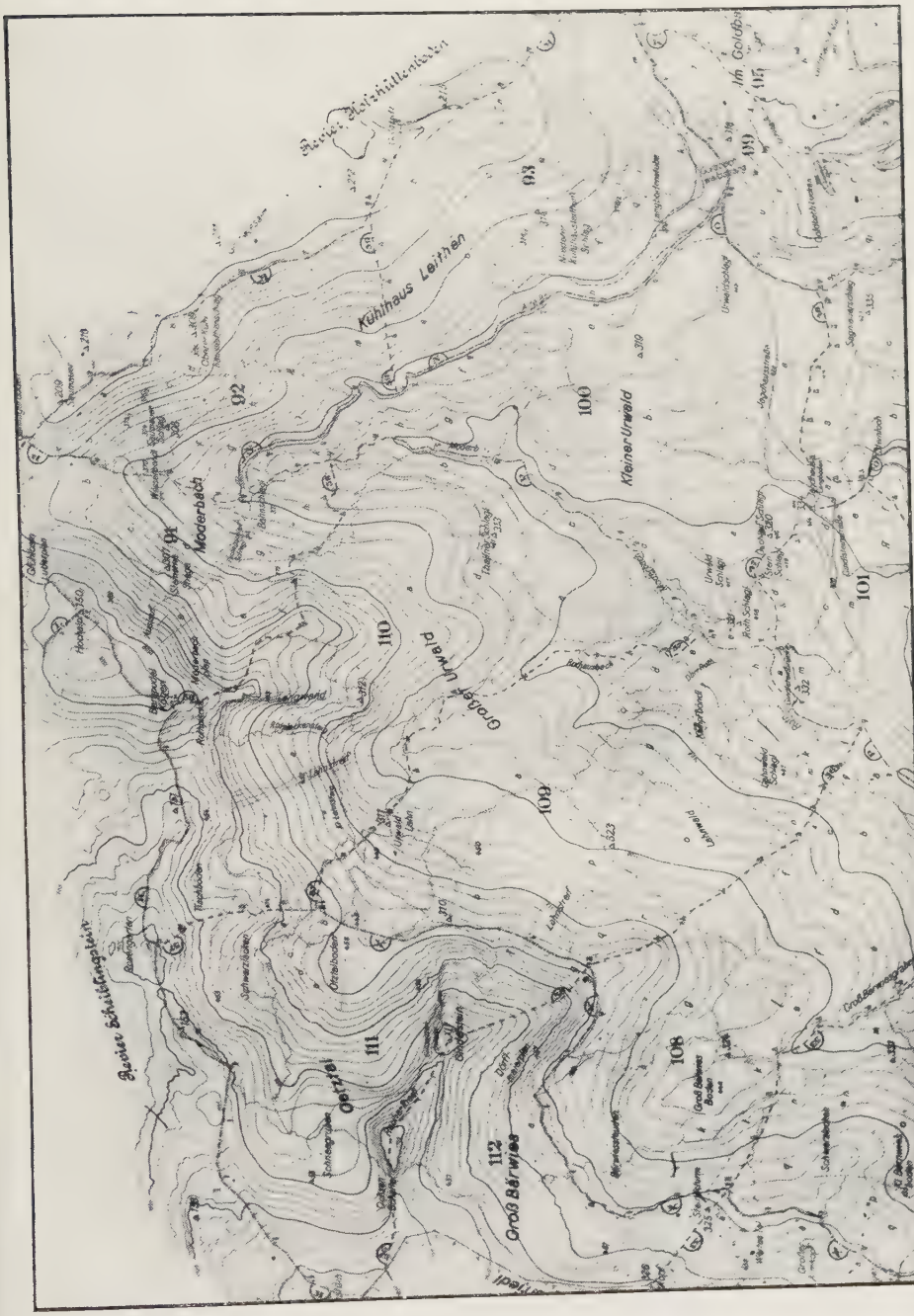


Abb. 1. Karte des Urwaldes Rotwald

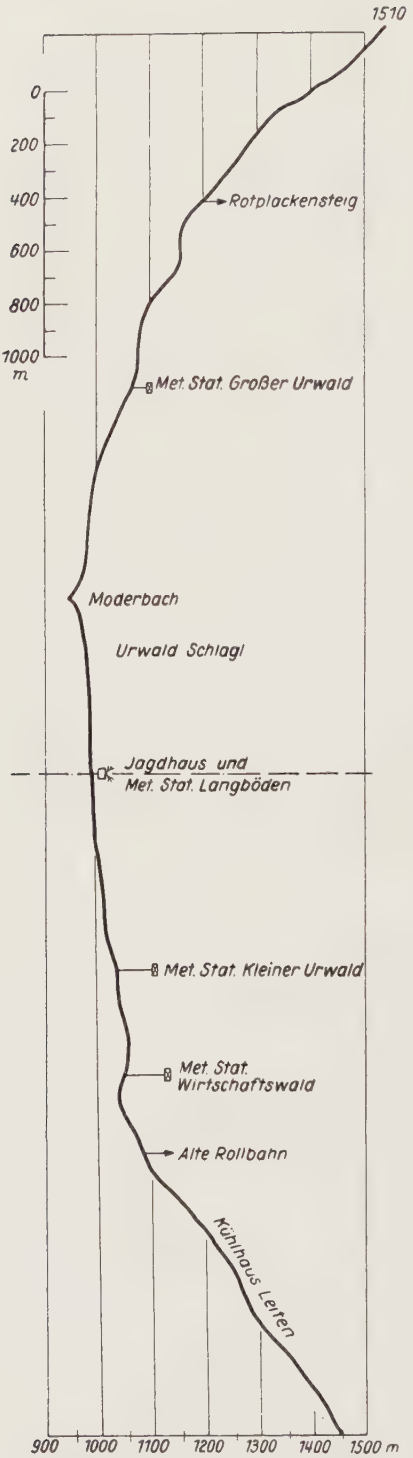


Abb. 2. Längsprofil durch den großen und den kleinen Urwald, vom Jagdhaus Langböden aus

zeit der Eisengewerkschaften (Innerberger Gewerkschaft) — das Gebiet gehörte zur sogenannten „Eisenwurzen" — abgeholzt und sodann sich selbst überlassen. So entstanden in den Wirtschaftswäldern vorwiegend reine Fichtenbestände, meist auch in jenen Standorten, wo der Anteil an Tanne und Rotbuche ehemals wesentlich höher war. Demgegenüber zeigt der Urwald Rotwald die seiner Lage entsprechende, natürliche Holzartenzusammensetzung von Tanne, Fichte und Rotbuche.

Der Urwald umfaßt eine Fläche von 350 Hektar und liegt in 1000 bis 1400 m Höhe. Einrichtungsmäßig besteht er aus zwei Teilen, dem sogenannten „Großen Urwald" und dem „Kleinen Urwald". Ökologisch und standörtlich wären zwei Gebiete zu trennen, die sich nicht mit dieser Einteilung decken. Der kleine Urwald und die tiefer gelegenen Teile des großen Urwaldes haben eine ausgesprochene Kessellage (Abb. 2), während die höher gelegenen Teile des großen Urwaldes Hanglage haben und z. T. in einem in der Gefällsrichtung verlaufenen Graben am Hang liegen. Dementsprechend ergeben sich recht verschiedene standorts- und kleinklimatische Verhältnisse, die bei den forstentomologischen Untersuchungen berücksichtigt werden müssen.

Die forstentomologischen Untersuchungen, wie auch die meteorologischen, wurden zunächst in den Teilen der Kessellage vorgenommen. Die meteorologischen Stationen wurden in diesem Teile im kleinen und großen Urwald, wie im anschließenden Wirtschaftswald gleicher Lage errichtet und eine Station (Vergleichsstation) im Freilande bei dem Jagdhaus Langböden aufgestellt. Die meteorologischen Untersuchungen ergaben, daß im Urwalde Rotwald die Andauer der hohen relativen Luftfeuchtigkeit von 100% außerordentlich groß ist, so daß die Verdunstung minimal wird und praktisch geradezu fortfällt. Dadurch werden in der

Kessellage kleinklimatische Verhältnisse geschaffen, die für die Keimung, für die Entwicklung des Jungwuchses optimal sind, während sie auf die Entwicklungsdauer und Mortalität der beeinflußbaren Insekten sich besonders auswirken, worauf später noch näher eingegangen wird.

Die standortklimatischen Verhältnisse seien an den Größenordnungen der meteorologischen Elemente vom 8. September 1943 nach Messungen, die SCHEDLER durchgeführt hat, wiedergegeben (Tab. 1).

Die Messungen sollten sich über mehrere Jahre erstrecken, wurden aber durch die Kriegsereignisse unterbrochen. Die Messungsergebnisse der Jahre 1943 und 1944 stehen mir nicht zur Verfügung und dürften mit anderem wertvollen Material leider gänzlich in Verlust geraten sein. Es können daher zur Kennzeichnung des Standordklimas nur die Messungsergebnisse eines Tages, des 8. September 1943, wiedergegeben werden.

Die Station Langböden ist eine Freilandstation.

Station „Kleiner Urwald" steht am Rande einer kleinen Bestandeslücke in Abteilung 100b. (Bestandesbeschreibung siehe Seite 191.)

Station „Großer Urwald" (Abb. 3) steht, wie Station „Kleiner Urwald" im Innern eines großen, geschlossenen Urwaldbestandes in der Abteilung 100a. (Bestandesbeschreibung siehe Seite 191.)

Station „Wirtschaftswald" steht in der Abteilung 100 e. Bestockung: 0,8 Fichte, etwas Tanne, 0,2 Rotbuche, etwas Ahorn. Keine Verjüngung, kein Unterwuchs, tote Bodendecke. Bestandesalter 130 Jahre. Mittlere Bestandeshöhe: Fichte 28,5 m, Buche 23 m. Bestockung 1,0. Holzmasse des Hauptbestandes je ha: hart 75 m³, weich 660 m³. Haubarkeitsdurchschnittszuwachs bei Hartholz 0,6 m³, bei Weichholz 5,1 m³.

Tabelle 1

Meteorologische Elemente, am 8. September 1943, im Urwald Rotwald

Meteorologische Station	Lufttemperatur				Relat. Feuchtigkeit				Bodentemperatur			Verdunstung mm	Strahlung in relativen Einheiten	Niederschlag mm
	160 cm Höhe		25 cm		160 cm Höhe		25 cm		5 cm	10 cm	25 cm			
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.						
	C°				%				C°					
Langböden 1005 m	24,9	7,8	25,1	7,8	98	37	100	38	29,2	18,4	13,2	3,5	52,09	111,3
Kleiner Urwald 1040 m	19,2	8,9	19,5	9,4	100	47	100	66	14,0	12,0	9,8	0,5	7,5	103,8
Großer Urwald 1045 m	20,4	9,8	—	—	92	49	—	—	14,6	12,2	10,5	1,6		
Wirtschaftswald	19,3	11,0	19,6	9,7	96	40	92	48	15,2	12,1	9,4	1,8		85,5

Abb. 3. 500jährige Tanne, bei Station Großer Urwald

Die Lufttemperatur (Tab. 1) zeigt naturgemäß die höchsten Maxima auf der Freifläche, die geringsten im Urwaldbestand; der Unterschied beträgt in 160 cm Höhe 5,7° C und in 25 cm über dem Boden 5,6° C. Die Lufttemperaturminima sind am tiefsten auf der Freifläche, sie sind bis 2° C in 160 cm Höhe über dem Boden und um 1,6° C in 25 cm Höhe über dem Boden tiefer als im Urwald, bzw. um 3,2 und 1,9° C tiefer als im Wirtschaftswald. Im Urwalde sind die Temperaturschwankungen geringer als im Wirtschaftswald und wesentlich geringer als auf der Freilandfläche.

Die Maxima der relativen Luftfeuchtigkeit sind in 160 cm über dem Boden am höchsten im Kleinen Urwald, in 25 cm über dem Boden am höchsten im Kleinen Urwald und auf der Freifläche. Die Andauer der 100%igen relativen Luftfeuchtigkeit ist im Urwalde — wie laufende Messungen ergeben haben — am längsten. Die Minima der relativen Luftfeuchtigkeit sinken auf der Freifläche wesenlich tiefer als im Urwald; in 25 cm über dem Boden sinkt das Minimum auf der Freifläche fast auf die Hälfte des Minimums der rel. Luftfeuchtigkeit im Kleinen Urwald.

Wie die Messungen der Bodentemperaturen in 5, 10 und 25 cm Tiefe zeigen, ist der Boden der Urwaldbestände (in der Vegetationszeit) kühler als der des Wirtschaftswaldes und wesentlich kühler als der der Freifläche.

Von großem Interesse sind die Ergebnisse der Verdunstungsmessungen. Die Verdunstung betrug im Urwalde nur ein Sechstel bis etwas weniger als die Hälfte der Verdunstung im Freiland und ein Drittel bis 90% jener im Wirtschaftswald. Die außerordentlich geringe Verdunstung im Urwalde ist biologisch und ökologisch von größter Bedeutung.

Die Strahlung im Urwald betrug nur 14,2% jener auf der Freifläche. Auch dieser wesentlich herabgeminderte Strahlungsgenuß ist besonders für die wechselwarmen Tiere des Urwaldes von großer Bedeutung.

Ein Vergleich der Niederschlagsmengen in den einzelnen Meßstellen — um einen Vergleich über die Retention durch die Baumkronen zu er-

halten — würde die Aufstellung zahlreicher Ombrometer erfordern und wurde nicht vorgenommen.

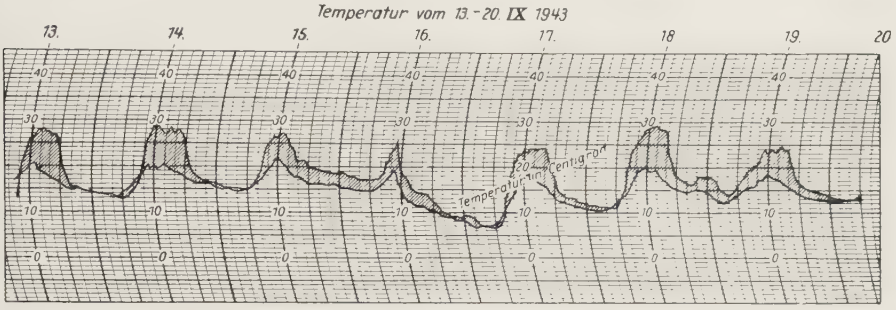


Abb. 4. Die schwarze Fläche gibt das Mehr der Temperatur auf der Freilandfläche (Langböden) gegenüber dem kleinen Urwald an

Von Interesse ist der Temperaturgang einer Woche, wie er aus den Thermographenaufzeichnungen in der Zeit vom 13. bis 20. September 1943 in Abb. 4 wiedergegeben ist. Die im Urwalde wesentlich geringeren Schwankungen als im Freilande, die Ausgeglichenheit des Urwaldklimas treten deutlich hervor; ebenso ist die lange Andauer der hohen Temperaturen im Freilande zu erkennen. Dies geht auch deutlich aus der in Tab. 2 wiedergegebenen Häufigkeitsverteilung hervor.

Tabelle 2
Häufigkeitsverteilung der Lufttemperatur in Doppelstunden für die Zeit vom 13. bis 20. September 1943

C°	Langböden	Urwald
	Zahl der Doppelstunden	
8—10	6	7
10—15	23½	36½
15—20	28	38½
20—25	13½	1
25—29	12	0

Die pflanzensoziologischen Verhältnisse des Urwaldes Rotwald wurden von Frau Dr. Werner-Müller untersucht. Die Aufnahmen erfolgten im Sommer 1944. Die Ergebnisse, die hier zur Charakterisierung des Urwaldes Rotwald wiedergegeben werden, wurden von Frau Dr. Werner-Müller zur Verfügung gestellt, wofür ich auch an dieser Stelle danke.

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen erfolgten Anfang August 1944 in der Kessellage des Urwaldes und sind als erste Stichproben zu werten, eine Herbstaufnahme konnte leider nicht mehr vorgenommen werden. Die Aufnahmen erfolgten nach der Methode Braun-Blanquet und sind in der Tab. 3 niedergelegt. Die Aufnahmen wurden an folgenden Standorten vorgenommen:

a) Im Großen Urwald
   1. bei der meteorologischen Station in 1045 m,
   2. beim Rothbach in 1075 m. Eben, humos, einzelne Felsen,
   3. vor einer kleinen Lichtung.

b) Im Kleinen Urwald bei der meteorologischen Station in 1045 m

c) Im Wirtschaftswald in 1045 m

d) Graben des Moderbaches.

Tabelle 3

	Großer Urwald			Kleiner Urwald bei meteorolog. Station	Wirtschaftswald bei meteorolog. Station	Graben am Moderbach
	bei meteorolog. Station	beim Rotbach	vor einer Lichtung			
Baumschicht:						
Charakt. Arten d. Verbandes u. d. Ordnung *Fagetalia:* (Buchenwaldarten)						
Fagus silvatica	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
Abies alba	1.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1
Acer pseudoplatanus						+.1
Ulmus montana						+.1
Begleiter:						
Picea excelsa		+.1	1.1	+.1	2.1	1.1
Strauchschicht:						
Charakterarten d. Verbandes u. d. Ordnung Fagetalia:						
Fagus silvatica	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	1.2
Abies alba					+.1	
Daphne mezereum	+.1					
Acer pseudoplatanus	+.1		+.1			+.1
Ulmus montana	+.1		+.1			+.1
Übergreifende Art d. Ordnung *Picetalia:*						
Vaccinium myrtillus	+.2		+.2	1.2	1.2	2.2
Begleiter:						
Sorbus aucuparia	+.2					+.1
Picea excelsa	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	1.1
Rhododendron hirsutum						+.2
Lonicera alpigena	+.1					+.1
Lonicera xylosteum						+.1
Sorbus aria						+.1
Rubus sp.	+.1				+.1	
Rosa sp.	+.1					1.2
Salix grandifolia						+.1
Krautschicht:						
Charakterarten d. Verbandes u. d. Ordnung *Fagetalia* einschließlich lokaler Charakterarten:						
Cardamine eneaphyllos	+.1	+.1	+.1	+.2	+.1	
Cardamine trifolia	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	
Sanicula europaea	1.2	+.2	+.2	+.2	+.2	
Asperula odorata	2.2	2.2	1.2	+.2	+.2	+.2
Neottia nidus avis	+.1				+.1	
Phyteuma spicata	+.1		+.1		+.1	+.1
Veronica montana	+.1	+.2	+.2			
Lysimachia nemorum	1.2	1.3	+.2	+.2		
Mercurialis perennis			+.2		+.2	+.2
Euphorbia dulcis			+.1		+.1	
Fagus silvatica, Keimling	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	
Abies alba, Keimling	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	
Circaea lutetiana			+.1			
Impatiens noli tangere			+.1			

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	Großer Urwald			Kleiner Urwald bei meteorolog. Station	Wirtschaftswald bei meteorolog. Station	Graben am Moderbach
	bei meteorolog. Station	beim Rotbach	vor einer Lichtung			
Primula elatior	+.1		+.1			
Lamium (Galeoptolon) luteum	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	+.1
Carex silvatica	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	
Paris qudrifolia	+.1				+.2	+.1
Viola silvestris	+.1		+.1	+.1	+.1	
Euphorbia amygdaloides					+.1	
Carex digitata					+.2	
Acer pseudoplatanus (K.)	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	
Cicerbita muralis	+.1	+.1	+.1		+.1	
Ulmus montana (K.)		+.1				
Epilobium montanum	+.1		+.1		+.1	
Übergreifende Charakterarten d. *Picetalia.* (Fichtenwaldarten):						
Listera cordata				+.1	+.2	
Corallorhiza trifida					+.1	
Lycopodium annotinum	+.2			1.3	1.2	
Melampyrum silvaticum						+.1
Begleiter:						
Adenostyles alliariae	1.2	1.2	1.2			
Adenostyles glabra				+.2		
Oxalis acetosella	2.3	2.2	2.2	2.2	2.3	
Prenanthes purpurea	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1
Helleborus niger	+.2		+.1	+.1		
Fragaria vesca	+.1	+.1	+.1			
Blechnum spicant	+.2			+.3		+.2
Picea excelsa (Keimling)	+.1	+.1	+.1	+.1		
Sorbus aucuparia (Keimling)	+.1	+.1			+.1	
Athyrium filix femina	1.2	1.2	+.2	+.2	+.2	+.2
Solidago virga aurea	+.2	+.1	+.1	+.1		+.1
Phegopteris dryopteris	1.3	+.1		2.2	+.2	+.1
Polygonatum verticillatum		+.2		+.1	+.2	+.1
Senecio Fuchsii			+.1		+.1	+.1
Polystichum lobatum			+.1			+.2
Cardamine impatiens		+.2	+.1			
Saxifraga rotundifolia		+.1	1.2			
Chaerophyllum cicutaria			1.2			2.2
Ranunculus memorosus				+.1	+.1	
Ranunculus repens			1.2			
Majanthemum bifolium				+.2		
Nephrodium filix mas				+.1		+.2
Veratrum album				+.1	+.1	+.1
Prunella vulgaris	+.2				+.2	
Ajuga reptans					+.2	
Epipactis latifolia					+.1	
Aruncus silvester					+.1	+.1
Luzula pilosa					+.2	
Luzula glabrata				+.3		
Veronica chamaedrys				+.1		

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	Großer Urwald			Kleiner Urwald bei meteorolog. Station	Wirtschaftswald bei meteorolog. Station	Graben am Moderbach
	bei meteorolog. Station	beim Rotbach	vor einer Lichtung			
Viola biflora			+.1			
Moehringia muscosa			+.1			
Aconitum vulparia			+.2			
Arabis alpina			+.1			
Arabis arenosa			+.1			
Deschampsia caespitosa			1.3			
Asplenium viride					+.1	+.1
Angelica silvestris						+.2
Pimpinella major						+.1
Galium silvaticum						+.1
Diditalis ambigua						+.1
Hieracium murorum					+.1	+.1
Dactylis glomerata						+.2
Aster bellidiastrum						2.2
Valeriana tripteris						+.2
Gentiana asclepiadea						+.1
Thalictrum aquileifolium						+.2
Melica nutans						+.2
Phegopteris vulgare						+.1
Stellaria sp.			+.1			
Doronicum sp.	+.1					
Taraxacum officinale					+.1	
Bellis perennis			+.2			
Poa sp.			+.2			
Kryptogamen:						
a) Laubmoose						
Ctenidium (Hypnum) molluscum			2.2	+.3	2.3	
Mnium punctatum	1.2		+.2	+.2	+.1	
Mnium undulatum			+.2			
Pterygophyllum lucens					1.2	
Fissides taxifolius				+.2	2.2	
Amblystegium filicinum			+.2			
Brachythecium rivulare			3.3			
Dicranum scoparium[1])			2.2			
Plagithecium silesiacum[1])			3.3			
Rhytidiadelphus (Hylocomium) triqueter[1])			+.1			
Polytrichum juniperinum[1])			+.1			
Tortella tortuosa[1])			+.1			
Hypnum cupressiforme					2.2	
b) Lebermoose:						
Marchantia polymorpha	2.2		2.2	+.2		
Pedinophyllum (Plagiochila) interruptum			2.2	1.3		
Cephalocia bicuspidata			+.1			
Calypogeia trichomanis			+.2			
c) Flechten:						
Peltigera canina[1])			+.2			
Cladonia sp.[1])			+.1			

1) Auf Lagerholz wachsend

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	Großer Urwald			Kleiner Urwald bei meteorolog. Station	Wirtschaftswald bei meteorolog. Station	Graben am Moderbach
	bei meteorolog. Station	beim Rotbach	vor einer Lichtung			
Pilze:[2])						
Ganoderma (Fomes) applanatum			1.2			
Fomes fomentarium		2.2				
Polystictus (Leptoporus) adustus	+.1					
Pholiota mutabilis	2.2					

2) Die Pilzliste ist unvollständig, da die Herbstaufnahme fehlt

In der Tabelle bedeutet die erste Zahl die Individuenzahl (Abundanz) und den Deckungsgrad der betreffenden Pflanzenart, ausgedrückt nach der sechsteiligen Skala von Braun-Blanquet:

\+ = spärlich, oder sehr spärlich vorhanden, Deckungswert gering.
1 = reichlich, aber mit geringem Deckungswert.
2 = sehr zahlreich oder mindestens $^1/_{20}$ der Aufnahmefläche deckend.
3 = Individuenzahl beliebig, $^1/_4$—$^1/_2$ der Aufnahmefläche deckend.
4 = Individuenzahl beliebig, $^1/_2$—$^2/_3$ der Aufnahmefläche deckend.
5 = mehr als $^3/_4$ der Aufnahmefläche deckend.

Die zweite Zahl drückt die Häufungsweise (Soziabilität) nach der folgenden, natürlichen Skala aus:

1 = einzeln wachsend,
2 = gruppen- oder horstweise wachsend,
3 = truppweise wachsend (kleine Flecken oder Polster),
4 = in kleinen Kolonien wachsend, oder ausgedehnte Flecken oder Teppiche bildend,
5 = in großen Herden.

Auf Grund der pflanzensoziologischen Untersuchung stellte Frau Werner-Müller fest, „daß es sich im Urwald Rotwald um einen Buchen-Tannenwald mit Beimengung von Fichte, Bergahorn und Bergulme handelt." „Aus der Zusammensetzung von Baum-Strauch- und Krautschicht erkennen wir, daß dieser Buchen-Tannenmischwald soziologisch zur Ordnung der *Fagetalia* gehört. Dafür spricht die große Zahl von Charakterarten des Buchenwaldes, die in diesen Schichten auftreten. Von Charakterarten des Fichtenwaldes finden sich nur ganz wenige; es sind im weiteren Sinne die Heidelbeere *(Vaccinium myrtillus)*, die in den Aufnahmen gut vertreten ist, dann vor allem das herzblättrige Zweiblatt *(Listera cordata)*, die Korallenwurz *(Corallorhiza trifida)*, der sprossende Bärlapp *(Lycopodium annotinum)* und der Wald-Wachtelweizen *(Melampyrum silvaticum)*, die aber alle nur spärlich vorkommen. Bei allen diesen Arten handelt es sich um subalpine Pflanzen, die in tiefer gelegene Gebiete des natürlichen Buchen-Tannenwaldes einstrahlen. Mehrere Aufnahmen von natürlichen Fichtenwäldern des Gebietes müßten erst aufzeigen, ob diese allgemein als Charakterarten des Fichtenwaldes bezeichneten Arten für unser Untersuchungsgebiet auch volle Gültigkeit besitzen. Der natürliche Fichtenwald liegt über

den Buchen-Tannenmischwäldern, vorwiegend in der subalpinen Stufe; in niedrigen Lagen besiedelt er mit Vorliebe Frostlöcher, in denen die Kaltluft stagniert, so daß wir in diesem Falle eine naturgegebene Umkehr der Höhenstufen sehen. Auch die kennzeichnenden Moose des Fichtenwaldes wie *Hylocomium loreum* und *Ptilium crista castrensi* fehlen in meinen Aufnahmen vollkommen."

Im Wirtschaftswald übernimmt die Fichte sofort die Vorherrschaft, während die naturgegebene Tanne schon zurücktritt. „Die Buche ist in der Baumschicht wohl noch gut vertreten, tritt aber in der Strauchschicht stark zurück. *Listera cordata Corallorhiza trifida* und *Lycopodium annotinum* sind als Fichtenwaldstandortpflanzen im Wirtschaftswald am besten vertreten."

„Der Urwald beweist uns überzeugend, daß der Buchen-Tannenmischwald den Klimaxwald des Ybbstales in der unteren und mittleren Höhenstufe darstellt."[1])

„In der Artenliste finden wir entsprechend der Höhenlage des Urwaldes viele subalpin-montane Arten; das sind außer den Fichtenwaldarten die quirlblättige Weißwurz *(Polygonatum verticilatum)*, der weißfilzige Alpendost *(Adenostyles alliariae)*, der grüne Alpendost *(Adenostyles glabra)*, das kleeblättrige Schaumkraut *(Cardamine trifolia)*, die neunblättrige Zahnwurz *(Cardamine enecaphyllos)* den Schwalbenwurzenzian *(Gentiana asclepiadea)*, das Alpenmaßlieb *(Aster cellidiastrum)* und der rundblättrige Steinbrech *(Saxifraga rotundifolia)*. An Sträuchern die Gebirgsweide *(Salix grandifolia)*, die rauhhaarige Alpenrose *(Rhododendron hirsutum)* und die Alpenheckenkirsche *(Lonicera alpigena)*."

„Die Aufnahme vom Moderbach zeigt eigene von den anderen Aufnahmen abweichende Arten, da es sich um eine tief in den Wald eingeschnittene schattige Schlucht handelt. In dieser treten schatten- und feuchtigkeitsbevorzugende Arten hervor, wie die die Gebirgsbäche gerne begleitende *Salix grandifolia, Lonicera alpigena, Gentiana asclepiadea, Chaerophyllum cicutaria* (der rauhhaarige Kälberkropf), *Aster bellidiastrum* und schließlich *Rhododendron hirsutum* das in Schluchten weit unter seine sonstige Verbreitung herabreicht."

Die pflanzensoziologischen Untersuchungen zeigen uns die Bedeutung der großen Urwaldreste für die soziologische Erfassung der naturgemäßen Waldverhältnisse. Sie zeigen aber auch die Fülle der Pflanzenwelt im Urwalde dieses Gebietes.

Der Auffassung der man mitunter begegnet, daß die Pflanzenwelt des Urwaldes ärmer sei, als die des Wirtschaftswaldes (FRANCÈ zit. nach FRIEDERICHS) kann nicht beigepflichtet werden. Meist waren es sehr kleine Urwaldreste, die in Mitteleuropa untersucht wurden. Dabei handelt es sich oft nur um Bestandesreste, die nicht ein Durchschnittsbild des Urwaldes vermitteln können, sondern einen kleinen Ausschnitt aus dem Gesamtentwicklungsbild geben. Ein solcher Rest kann z. B. eine jüngere oder mittlere Ent-

[1]) Im unteren Ybbstale bei Waidhofen ist dieser Mischwald sehr artenreich; in Beimischung finden wir noch Eichen *(Quercus sessiliflora* und *robur)*, Hainbuche *(Carpinus betulus)*, Linden *(Tilia platyphylla* und *cordata)*, Esche *(Fraxinus excelsior)*, Bergahorn *(Acer pseudoplatanus)* und Ulmen *(Ulmus campestris* und *montana)*. Im oberen Ybbstal treten die Wärme bevorzugenden Arten wie Eiche, Hainbuche und Linde zurück. Im Gebiete des Urwaldes sind nur noch Bergahorn und Bergulme übrig geblieben.

wicklungsphase darstellen, und besonders wenn er aus einer Katastrophenverjüngung hervorgegangen ist, ein recht eintöniges Bild bieten. In Gebieten aber, wo wir die verschiedensten Entwicklungsstufen nebeneinander vorfinden (solche die im Werden, solche die in Verjüngung sich befinden, solche die nach Verjüngung bereits in den Altbestandesgliedern im Vergehen sind), dort kann von einer Armut der Pflanzenwelt nicht gesprochen werden. Manche Urwaldbestände sind in bestimmten Phasen ihrer Entwicklung reich an Bodenpflanzen und Sträuchern, in anderen arm an solchen, in wieder anderen zeigen sie eine üppige Pilzwelt. Wir müssen stets die ganze Dynamik des Urwaldes betrachten. Daß gerade die Urwaldbestände ein gutes Bild von den Charakterarten eines Gebietes vermitteln, darauf hat Werner-Müller in ihren hier zitierten pflanzensoziologischen Untersuchungen hingewiesen. Dabei können und müssen sich auch Unterschiede gegenüber dem Wirtschaftswald des gleichen Gebietes ergeben wie dies im Rotwald der Fall ist.

Die Haupholzarten im Rotwald sind Tanne, Fichte und Rotbuche. In den Höhenlagen von 1000 bis 1200 m liegt Mischwald vor. In der Hanglage, etwa über 1200 m ist im allgemeinen der Anteil der Fichte vorherrschend. Das Alter der Tannen beträgt zum Teil über 500 Jahre, ohne daß bei Tannen dieses Alters physiologische Schwächungserscheinungen festzustellen waren. Der Anteil der Rotbuche ist hoch.

Die Untersuchungen erfolgten vorwiegend in folgenden Abteilungen:

100b Kleiner Urwald: 0,3 Tanne, 0,3 Fichte, 0,3 Buche etwas Ahorn. Reichliche Buchen-Fichten- und auch Tannenverjüngung. Alter bis über 400jährig. Bestockung 0,7 bis 1,0. Holzmasse je ha 150 m^3 hart, 600 m^3 weich.

110a Großer Urwald: 0,6 Rotbuche, etwas Ahorn und Ulme, 0,2 Tanne, 0,2 Fichte. Überaltete Stämme von jüngeren durchstellt. Reichlich Buchenanwuchs, ebenso Fichte und Tanne. Alter bis über 500jährig. Bestockung 0,7 bis 1,0.

110c Großer Urwald: 0,8 Fichte mit Tanne, 0,2 Rotbuche. Buche nur am Saum. Mittleres Alter 145 Jahre. Mittlere Bestandeshöhe: Fichte 31 m, Buche 21 m. Holzmasse je Hektar: 100 m^3 hart, 700 m^3 weich. Haubarkeitsdurchschnittszuwachs 0,7 m^3 bei Hartholz, 4,8 m^3 bei Weichholz.

Die Verjüngungsfreudigkeit ist allgemein ausgezeichnet und auch die Verjüngung der Tanne ist wie jene der Buche und Fichte in reichlichem Maße vertreten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß in der Verjüngung der Tannenanteil größer wäre, wenn der Rotwildstand vorübergehend nicht eine beträchtliche Überhegung aufgewiesen hätte.

Verjüngung, Buchenunterwuchs und Tannen- und Fichtenverjüngungsgruppen sind reichlich vorhanden. Im Allgemeinen ist dabei der Rotbuchenanteil beträchtlich. Die geplanten genauen Aufnahmen konnten leider nicht mehr vorgenommen werden, ebenso ist das gesamte Bildmaterial verloren gegangen.

Die Gebiete der Kessellage des Urwaldes Rotwald befinden sich ganz allgemein in Verjüngung. Bei Ungleichaltrigkeit des ganzen Urwaldaufbaues ist festzustellen, daß sich ein Teil der Altstämme im Zeichen des physiologischen Alterstodes befindet, d. h. seine physische Altersgrenze erreicht hat.

Kennzeichnend für den Urwald Rotwald ist die große Menge von Lagerholz und dessen sehr langsame Zersetzung. Charakteristisch ist ebenso die ungemein arten- und individuenreiche Pilzwelt, wie auch jene der Flechten und Moose. Es ist ein Erlebnis ganz besonderer Art, im Herbst die Fülle der verschiedensten zahlreich auftretenden Pilze an den abgestorbenen Urwaldstämmen sowie am Lagerholze zu beobachten.

Vergleicht man den Urwald Rotwald mit dem bekannten Urwaldrest am Kubany im Böhmerwald, so ergeben sich grundlegende Unterschiede. Der auf einem Hang sich erstreckende Urwaldrest am Kubany macht den Eindruck weitgehender Gleichaltrigkeit, die Verjüngung ist spärlich, der Buchen-Tannen-Fichtenunterwuchs, die Verjüngungshorste fehlen und das Lagerholz ist heute selten. In alten Kartierungen aus dem verflossenen Jahrhundert sind allerdings größere Lagerholzmengen eingetragen, was auf eine raschere Zersetzung derselben schließen läßt, als dies im Rotwald der Fall ist. Im ganzen gesehen macht der Kubany-Urwald einen im Durchschnitt wesentlich jüngeren Eindruck als der Rotwald. Im übrigen fehlt ihm auch die Fülle der Pilzwelt, die dem Rotwald eignet.

Die heutigen Urwaldbestände des Rotwald sind zweifellos aus allmählichem Verjüngungsgang hervorgegangen, wie er sich auch heute stetig vollzieht.

Die Randeinwirkungen durch den Wirtschaftswald sind bei der großen Fläche, die der Rotwald einnimmt, nur geringfügig. Der Kubany-Urwald hingegen umfaßt heute nur mehr eine Fläche von 42 Hektar. Ein ebenso großer Teil fiel der Sturmkatastrophe 1871 zum Opfer. Leider wurden diese durch Sturm geworfenen Urwaldbestände seinerzeit aufgearbeitet und nicht sich selbst überlassen, wodurch die Möglichkeit geboten gewesen wäre, den Gang der Katastrophenverjüngung in einem mitteleuropäischen Urwald zu verfolgen.

Von hohem Interesse wären vergleichende Untersuchungen im Rotwald als einem Urwald des Ostalpenrandes und im Kubany als einem Urwaldrest des Mittelgebirges des Böhmerwaldgebietes.

B. Die forstentomologischen Untersuchungen

Geplant waren im Urwald Rotwald zunächst folgende entomologische Studien:

1. Erfassung der Tierwelt des Urwaldes und Vergleich derselben mit den umgebenden Wirtschaftswäldern gleicher Lage.
2. Die Parasiten und Räuber im Urwald wie im umgebenden Wirtschaftswald gleicher Lage.
3. Der Einfluß des Urwaldklimas auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Mortalität.
4. Die Befallsfolgen der absterbenden wie der abgestorbenen Urwaldstämme und des Lagerholzes verschiedener Zersetzungsphasen bis zu dessen völligem Übergang in den Boden.
5. Bodentierwelt des Urwaldes und des Wirtschaftswaldes gleicher Lagen.
6. Der Anteil der Arthropoden am Gesamtkreislauf.
7. Die Arthropodengesellschaften, die Lebensvereine und Lebensgemeinschaften in der übergeordneten Lebensgemeinschaft Urwald.

Es war geplant, diese Arbeiten im Verlaufe mehrerer Jahre durchzuführen und auch festzustellen, welche Schwankungen in aufeinanderfolgenden Jahren in qualitativer und quantitativer Richtung in der Zusammensetzung der Arthropoden des Urwaldes auftreten. Besonderes Augenmerk sollte auch auf die artenmäßige Zusammensetzung der Parasitenreihen, wie auf die Bevölkerungsbewegung innerhalb derselben gerichtet werden.

Aus den bereits vorne erwähnten zwingenden Gründen hat die Bearbeitung des Urwaldes nicht fortgesetzt werden können. Da in den 2 Jahren 1943 und 1944 doch eine ganze Anzahl wichtiger Ergebnisse erhalten wurden, sollen diese, obwohl die Arbeit nicht Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann, und noch zahlreiche Fragen offen bleiben müssen, veröffentlicht werden.

I. Allgemeines zur Zusammensetzung der Tierwelt des Urwaldes Rotwald

Die Vogel- und Säugetierwelt des Rotwaldes unterscheidet sich nicht von jener der anschließenden Wirtschaftswälder. Der Bär war im vorigen Jahrhundert vereinzelt noch vorhanden; der letzte Bär in diesem Gebiete wurde 1885 erlegt.

Bei der Vogeltierwelt ist zu erwähnen das Vorkommen der Alpendohle, des Kolkraben und des Steinadlers. Auergeflügel ist vorhanden, während das Birkwild fehlt. Häufig ist der Mäusebussard, bei dem durch Mageninhaltsuntersuchungen ein sehr großes, weit in die Ebene bis gegen St. Pölten reichendes Jagdgebiet festgestellt wurde. Im Magen von Mäusebussarden, die im Gebiete des Dürnsteinmassivs erlegt worden sind, fanden sich Heuschreckenarten vor, die im Gebirge überhaupt nicht auftreten, sondern erst in der Ebene bei St. Pölten. Die Entfernung entspricht etwa 60 km.

Von den Spechtarten ist hervorzuheben, daß neben dem Kleinen und Großen Buntspecht sowie dem Schwarzspecht auch der Dreizehenspecht recht häufig vertreten ist. Er stellt ebenso wie die großen Spechtarten Borkenkäfern und Bockkäferlarven nach. Sein Jagdgebiet sind besonders die oberen Stammteile und die Äste der Kronen.

Der Tannenhäher *Nucifrage carcyocatactes* tritt vereinzelt auf. Im Winter auch der sibirische Tannenhäher.

Darauf, daß der Rotwildstand zeitweise im ganzen Gebiete stark überhegt war, wurde bereits hingewiesen. Der Edelhirsch dieses Gebietes gehört zu den besten des Ostalpenrandes. Von sonstigen Säugetieren sind zu erwähnen Gemse, Reh, Fuchs, Wiesel, Schneehase, *Sorex alpina, Myoxus glis* u. a. Der Fischotter ist im Gesamtgebiete vorhanden, doch reicht sein Vorkommen nicht in das Gebiet des Urwaldes herauf; in den Flüssen Ybbs und Ois wie im Gebiet des Lunzer Untersees ist er vorhanden.

Von den Amphybien ist im Gesamtgebiete das sehr häufige Vorkommen des Alpenmolchs *Salamandra atra* zu erwähnen, der bei Regen ungemein häufig in allen Teilen des Urwaldes umherwandernd, anzutreffen ist. Bei Schönwetter ist der Alpensalamander nicht nur unter Steinen, sondern auch unter der losen Borke des Lagerholzes zu finden, besonders an solchen Lagerholzstämmen, wo sich zwischen der losen Borke und den weniger zersetzten Holzteilen reichlich Moder gebildet hat und hohe Feuchtigkeit vorliegt.

Die Zusammensetzung der Arthropodenfauna des untersuchten Urwaldes zeigt in manchen Zügen Unterschiede gegenüber den Wirtschaftswäldern.

Tiergeographisch von Interesse ist das Vorkommen hochalpiner Staphylinidenarten im Rotwald, und zwar in einer Höhenlage von bereits 1000 Metern. So findet sich hier die hochalpine Staphylinidenart *Staphylinus brevipennis* Heer.

Das Auftreten von Primärschädlingen ist im Rotwald geringfügig und meist nur auf spärliches Vorkommen einzelner Arten beschränkt. Als häufiger Primärschädling des Waldbestandes konnte von Coleopteren im Jahre 1944 nur *Eudypnus mollis* in größerer Menge festgestellt werden. Durch den Käferfraß dieses Rüßlers wurde im Juni 1944 ein im Durchschnitt 10%iger Verlust der Blattmasse der Rotbuchen verursacht. Der Fraß erfolgte sowohl in den Kronen des Hauptbestandes wie im Unterwuchs. Von sonstigen Primärinsekten ist an Rotbuche noch die Aphide *Phyllaphis fagi* L., zu nennen, die an einzelnen Randbuchen 1943 massenweise auftrat.

Die Primärschädlinge treten im Urwalde in ihrer Häufigkeit zurück. Diese Tatsache hat bereits ESCHERICH in seiner Arbeit über den Bialowieser Urwald festgestellt. Die gleiche Beobachtung machte SCHIMITSCHEK in den Urwäldern der Türkei.

An verschiedenen Bodenpflanzen bzw. Sträuchern treten *Otiorrhynchus*-Arten wie *morio* und *salicis* u. a. auf. An den Moosen, die häufig die Oberseite des Lagerholzes bedecken, sind die in den höheren Lagen des Ostalpenrandes allgemein häufigen *Byrrhus-alpinus* Gory und *B. gigas* Fabr. festzustellen.

Primärauftreten von Borkenkäfern war im Urwalde Rotwald nur in geringem Umfange, im Anschluß an Windwürfe vom Sturm 1941 festzustellen. Es handelte sich um vereinzeltes Primärauftreten des *Ips typographus* in Fichten unterhalb der Langen Wand im Sommer 1944. Dagegen waren im anschließenden Wirtschaftswald an den Rändern einer Windwurflücke *Pityogenes chalcographus* und *Ips typographus* im Verein mit *Tetropium fuscum* in etwas größerem Umfange primär aufgetreten und hatten besonders Randstämme befallen[4]).

Trotz des hohen Tannenanteils wurde nicht ein einziges Exemplar von *Cryphalus piceae* und *Ips curvidens* gefunden, obwohl auf das Vorkommen dieser Tannenborkenkäfer besonders geachtet wurde. Gerade das Fehlen dieser beiden Tannenborkenkäfer im Urwalde Rotwald ist besonders beachtenswert. Stehen doch beide Arten an manchen Orten der Randgebiete des natürlichen Tannenvorkommens in innigstem Zusammenhange mit dem Absterben der Tannenbestände. Nach den Untersuchungen von SCHIMITSCHEK treten diese beiden Arten verheerend und primär in solchen reinen Tannenbeständen im warm-trockenen Randgebiete der natürlichen Verbreitung der Tanne auf, die auf ursprünglichen Mischwaldstandorten stocken, und wo früher, bevor der Mensch umgestaltend eingegriffen hatte, von Natur aus Tannenmischwälder mit hohem Laubholzanteil vorlagen, wie z. B. im

[4]) Anmerkg. b. d. Korrektur: Bei der großen Borkenkäferkalamität in Niederösterreich 1946—1949 blieb der Urwald Rotwald verschont, obwohl in dem anschließenden Wirtschaftswald „Teufelswald" schwerste Borkenkäferschäden zu verzeichnen waren.

Wienerwald oder in Blumenau in Mähren. Stets handelt es sich bei Massenauftreten von *Cryphalus piceae* oder *Ips curvidens* um verlichtete Bestände, oder um solche, die in ihrem Aufbau, ihrer Holzartenzusammensetzung nicht standortgemäß sind. Auch das Massenauftreten des *I. curvidens* bei Ayançik in Anatolien ging in verlichteten ehemaligen Urwaldbeständen vor sich, deren Verlichtung durch einseitige Nutzung erfolgt war. Im Urwald Rotwald liegen Mischbestände von Tanne, Fichte, Buche vor. Es ist der natürliche standortgemäße Aufbau unangetastet und ein neutrales Bestandesklima vorhanden. Die Tannen haben hier auch in den Jahren der tiefen Winterfröste wie auch in Dürrejahren nicht gelitten. Tannenverjüngung ist reichlich vorhanden. Die jüngeren Altersklassen beginnen sich stellenweise in den Altbestand einzuschieben. Es ist ein absolut erfreuliches Bild, sowohl hinsichtlich der Gesundheit der Altbestandsglieder wie der mittelalten Hölzer und auch des Jungwuchses. Die naturgemäßen Urwaldverhältnisse in ihrem Zusammenwirken sind es wohl, die das Fehlen des *Cryphalus piceae* und des *Ips curvidens* bedingen. Es sei schon hier auf die hohe Sterblichkeit vieler Schädlingsarten im Urwaldklima des Rotwaldes hingewiesen.

Es ergibt sich somit auch ein Zurücktreten der primären und zu Primärauftreten neigenden Borkenkäferarten. Die hinsichtlich Nahrung und bestimmten Kleinklimaansprüchen hochspezialisierten Arten sind im Rotwald nur schwach vertreten oder fehlen gänzlich.

Entsprechend dem Urwaldklima und dem im Urwalde in reichlichstem Maße vorhandenen und über die ganze Urwaldfläche verstreuten absterbenden Stämmen, dem Lagerholz, dem Moder, besteht die Hauptmasse der das Cambium und den Holzkörper bewohnenden Arthropoden aus sogenannten sekundären Arten, also aus Arten, die in ihren Ernährungsansprüchen an absterbende, abgestorbene oder in Zersetzung begriffene Holzarten gebunden sind. Mengenmäßig stellen sie den Hauptanteil der Arthropodenfauna des Urwaldes dar. Sie bilden den Gegenstand unserer Untersuchungen.

Bei der Betrachtung der allgemeinen Zusammensetzung der Tierwelt des Urwald Rotwald sei auf den Umstand hingewiesen, daß sich im Urwalde Arten finden, die dem Wirtschaftswalde fehlen und daß weiters bestimmte Arten im Urwalde viel häufiger auftreten als im Wirtschaftswalde, in dem manche geradezu selten geworden sind.

Es sei hier z. B. nur darauf hingewiesen, daß im Rotwald die Raupen von *Scardia tessulatella* häufig im Lagerholz von Fichte und Tanne in ganzen Kolonien auftreten. Der Befall erfolgt stets am Beginn der Zersetzung des Lagerholzes in einer ganz bestimmten Anfangszersetzungsphase desselben. Während *S. tessulatella* im Urwald häufig ist, fehlt diese Art im Wirtschaftswald in der Langau und auch im Gebiet von Lunz am See gänzlich. Das Fehlen dieser Art im Wirtschaftswald ist bedingt durch das Fehlen der geeigneten Nahrung. *S. tessulatella* besiedelt, wie unsere Untersuchungen ergaben, das Fichten- und Tannenlagerholz nach dem es 10—35 Jahre abgestorben lag; und zwar bei beginnender Weißfleckigkeit (höchstens noch bei beginnender Gelbzersetzung), während die anderen, angrenzenden Schichten noch völlig gesund sind. Im Wirtschaftswald sind derartige Lagerhölzer überhaupt nicht vorhanden, da ja alles kränkelnde und absterbende Material bei sauberer Wirtschaft entfernt wird, und somit die geeignete Nahrungsquelle für *S. tessulatella* fehlt.

Bedingt durch die Fülle des Lagerholzes, wird die Arthropodenfauna des Urwaldes geradezu von den Lagerholzbewohnern beherrscht. So sind bestimmte Cerambyciden, wie *Rhagium bifasciatum, Rh. (Harpium) mordax* usw. hier wesentlich häufiger als im Wirtschaftswald, sie weichen im Urwalde übrigens auch ab von der Lebensweise wie sie uns von diesen Arten im Wirtschaftswalde bekannt ist (vgl. 2. Teil). Auch dies ist durch die Art und Weise der vorliegenden Nahrung bedingt. So sind Arten, die im Urwalde auch das sich zersetzende Lagerholz, also den Holzkörper, besiedeln, im Wirtschaftswald aus Mangel an geeignetem Lagerholz zu reinen Bewohnern der sich zersetzenden Kambialzone geworden, so *Rh. bifasciatum* und *Rh. (Harpium) mordax.*

Ungemein häufig sind im Urwald Rotwald Lucaniden wie z. B. *Sistinocercus caraboides, Sinodendron cylindricum* u. a., also ausgesprochene Lagerholzbewohner. Im Wirtschaftswald stehen ihnen nur die Stöcke der Durchforstungen und bei geeignetem Kleinklima auch die der Hauptnutzung zur Verfügung, im Urwald vom Typ des Rotwald aber eine reiche Fülle von Lagerholz.

Auf den Reichtum der Lagerholz- und Moderbewohner wird im nächsten Abschnitt eingehend eingegangen, so auch auf die sogenannten Bodentiere, die das Lagerholz besiedeln, wie Milben, Collembolen usw.

Von den Insekten des Urwaldes sind weiters die Pilzbewohner zu nennen, die sich in den absterbenden, an absterbenden Stämmen und Lagerholz siedelnden Pilzen entwickeln. Bei der Fülle von *Fomes fomentarius, Ganoderma applanatum,* Christusbart usw. ist auch die Individuenzahl der Boletophagen groß. Insbesondere sind von Coleopteren zu nennen: *Boletophagus reticulatus* L., *Cis dentatus* Mell., *Cis nitidus* Hrbst und von Lepidopteren: *Borkhausenia similella Hb.* Alles Arten, die im Wirtschaftswald wesentlich seltener sind.

Von Ameisen findet sich vorwiegend *Formica rufa pratensis,* doch sind die Formica-Hügel nicht sehr häufig.

Ganz allgemein läßt sich feststellen, daß bei den im Urwalde außerordentlich vielgestaltigen und verschiedengestaltigen Lebensbedingungen zahlreiche Arten Lebensmöglichkeit finden. Im Kulturwald und insbesondere in der Monokultur sind die Lebensbedingungen abgeändert und damit die Lebensmöglichkeiten viel geringer, es finden daher im Kulturwalde im Allgemeinen viel weniger Arten Existenzmöglichkeit als im Urwalde mit seiner Fülle von Existenzbedingungen verschiedenster Art. Nur einzelne Arten haben im Kulturwalde optimale Bedingungen und treten dann in großen Massen auf. Die große Artenzahl der Arthropoden im Urwalde wird einmal ermöglicht durch die große Artenzahl der Pflanzenwelt, die z. B. im Rotwald wesentlich größer ist, als im umgebenden Wirtschaftswald, der im allgemeinen gleichartig ist. Dann ist durch die große Masse der Lagerhölzer die Lebensgrundlage für eine reiche Tierwelt vorhanden, die im Wirtschaftswalde teilweise fehlt. Es mag schon jetzt darauf verwiesen werden, daß der Urwald mehr Lebensmöglichkeiten und damit einen größeren Lebensraum bietet als der Wirtschaftswald, der nur, wie erwähnt, einzelnen ganz bestimmten Arten optimale Lebensverhältnisse und mehr Entwicklungsanreiz bietet als der Urwald.

II. Liste der im Rotwald festgestellten Insekten, die nicht als Lagerholzbewohner auftreten

In dieser Liste sind nur jene Insektenarten angeführt, die nicht als Lagerholzbewohner auftreten. Diese Artenliste ist sehr unvollständig, da die Arbeit der Jahre 1943 und 1944 vorwiegend den Lagerholzbewohnern galt und die Bearbeitung der übrigen Insektenwelt anschließend erfolgen sollte. Eine große Zahl der gesammelten Arten war noch unbestimmt, das Material ist durch das Kriegsgeschehen zerstört worden.

Coleoptera

Pterostychus fasciatopunctatus
Diese Art wurde häufig am Boden und auch an Stämmen angetroffen, ist aber sicher, wie andere Arten dieser Gattung, auch Lagerholzbewohner, wo sie räuberisch lebt.

Geotrupes silvaticus Panz.
Im ganzen Gebiete des Urwaldes häufig.

Byrrhus alpinus Gory
Sehr häufig im Juli auf Moos und Flechten der verschiedenen Lagerhölzer, ebenso im Moos der stehenden Stämme. Die Art findet sich aber ebenso häufig auf den Almen oberhalb der Wald- und Baumgrenze. Wahrscheinlich Moosfresser.

Byrrhus gigas Fabr.
Tritt gleichzeitig mit *B. alpinus* an den gleichen Örtlichkeiten auf.

Grammoptera variegata Germ. *a. nigrescens* Wse.
Anfang Juli, sehr häufig.

Clytra quadripunctata L.
Nur vereinzelt, im kleinen Urwald.

Cryptocephalus sericeus L.
Häufig im großen und kleinen Urwald.

Chrysochloa cacalia Schrk.
Besonders auf Senecio Fuchsii und adenostyles.

Otiorrhynchus niger F., *Otiorrhynchus sensitivus* Scop.
Diese im Kulturwald arge Pflanzgarten- und Kulturschädlinge sind im Urwald mangels geeigneter Brutstellen natürlich nur selten anzutreffen.

Otiorrhynchus morio Rdt.
Wie im ganzen Gebiete, so ist diese boreoalpine Art auch im Urwald häufig.

Otiorrhynchus gemmatus Scop.
Häufig im ganzen Urwaldgebiet.

Phyllobius calcaratus Fabr.
Vereinzelt im Urwald. Hauptflug: Juli.

Phyllobius arborator Hrbst.
Die Käfer verüben Blattfraß an Rotbuche. Im Rotwald nur vereinzelt auftretend.

Phyllobius urticae Deg.

Im ganzen Urwaldgebiet häufig auftretend, besonders auf Nesseln. Flugzeit: Juli.

Polydrosus cervinus Deg.

Vereinzelt an Rotbuche, an der die Käfer geringfügigen Blattfraß verüben.

Eudypnus (Polydrosus) mollis Ström.

Die Imagines waren Anfang Juli besonders im Kleinen Urwald außerordentlich häufig und verübten Blattfraß an Rotbuche. Die Käfer traten an Buchen verschiedenen Alters auf, sie waren an jungen Buchen, am Buchenunterwuchs ebenso häufig, wie an den Altbuchen.

Der Blattfraß erfolgt teils als Löcherfraß, teils werden die Buchenblätter vom Rande her — meist seitlich — bogenartig und halbelliptisch angefressen. *E. mollis* befrißt vorwiegend die Blätter an den Spitzenteilen der Zweige, dies ist besonders bei Altbuchen der Fall. Im Unterwuchs werden auch die Blätter in der Mitte der Zweige befressen. Der Faß erfolgt besonders bei klarem, sonnigen Wetter, wobei die Käfer auf der Blattoberseite sitzen. Bei Regen unterbleibt der Fraß, die Käfer sitzen bei regnerischem und trübem Wetter auf den Unterseiten der Blätter.

Durch den Käferfraß wurde sowohl im Unterwuchs, wie auch bei den Altbuchen durchschnittlich ein Zehntel der gesamten Blattmasse verzehrt.

Der schmale, schwarze Kot findet sich auf den Oberseiten der Blätter.

E. mollis war der einzige primäre Blattfresser, der im Urwald Rotwald auffallend in Erscheinung trat.

Hymenoptera

Formica rufa pratensis

Im ganzen Urwaldgebiete vertreten.

Bombus terrestris

In der Kessellage selten, in den Hanglagen des Urwaldes häufiger vorhanden.

III. Die Befallsfolgen der absterbenden Urwaldbäume und des Lagerholzes

Zweck der Untersuchungen war die Zusammensetzung jener Tiervereine festzustellen, die den verschiedenen, aufeinanderfolgenden Zersetzungsphasen der absterbenden Urwaldstämme und dem Lagerholze verschiedener Zersetzungsgrade eigen sind. Weiters sollte auch festgestellt werden, welche Bedeutung besonders den Arthropoden am Abbau und der Zerstörung der absterbenden und abgestorbenen Urwaldstämme zukommt, also welche Rolle sie im Gesamtkreislaufe der organischen Substanz spielen. Ähnliche Untersuchungen wurden bereits von EIDMANN im afrikanischen Urwalde durchgeführt, diese Arbeit erschien, als unsere Arbeiten im mitteleuropäischen Urwalde bereits im Gange waren. Der Vergleich der Ergebnisse läßt erkennen, daß große, in erster Linie klimatisch bedingte Unterschiede vorliegen.

Bei unseren Untersuchungen wurden die Tiervergesellschaftungen und die Lebensvereine ermittelt, die jeder einzelnen Zersetzungsphase der Kambialzone und des Holzkörpers der Lagerhölzer zukommen, bis zu jener Zerfallsphase wo der Übergang des Lagerholzes in die organische Substanz des Bodens beginnt.

Der absterbende Baum und das Lagerholz machen verschiedene Zersetzungszustände durch, bis sie zur organischen Substanz des Bodens geworden sind. An der gesamten Zersetzung, an dem gesamten Abbau des abgestorbenen Stammes sind abiotische und biotische Faktoren beteiligt. Das Zusammenwirken aller dieser Faktoren in den verschiedensten, standörtlich gegebenen Kombinationen bewirkt den langsameren oder rascheren Verlauf des Gesamtprozesses.

Von den abiotischen Faktoren spielen Großklima, Standortklima und Kleinklima mit ihren verschiedenen Temperatur-Feuchtigkeitskombinationen und der verschiedenen Andauer dieser Kombinationen eine bedeutende Rolle. Sie beeinflussen fördernd, oder hemmend den Ablauf der chemischen Vorgänge und die Lebensprozesse der am Abbau bzw. an der Zerstörung des Lagerholzes beteiligten Lebewesen. Die Pilz- und Bakterienwelt wird von diesen Faktoren ebenso beeinflußt wie die wechselwarmen Tiere, die maßgebend zur Zerstörung der toten Pflanzensubstanz beitragen. Von Einfluß sind weiters die Dauer der Vegetationsperiode, die Dauer der winterlichen Schneedecke, die Niederschlagsmenge und die Verteilung der Niederschläge, wie die jeweiligen Wärmeverhältnisse. Die Ausformung des Geländes wird, da sie das Standortklima beeinflußt, von Bedeutung auf den Gang des Gesamtabbaues. Er verläuft in der warmen, weniger feuchten Hanglage anders, z. T. mit anderer Geschwindigkeit als in einer Kessellage mit sehr hoher relativer Luftfeuchtigkeit und langer Andauer derselben, wie z. B. eben in der Kessellage des Großen und Kleinen Rotwaldurwaldes.

Von den Faktoren der belebten Umwelt sind Bakterien und Pilze als Reduzenten und Arthropoden als Konsumenten an der Zerstörung des toten Urwaldholzes beteiligt. Ihre Wirkung setzt beim Absterben des Baumes ein und dauert im Wechsel der verschiedenen Pilz- und Tiergesellschaften an, bis das Lagerholz verzehrt, zersetzt, zerfallen und schließlich in Bodensubstanz übergeführt ist. Die Kambialzone des absterbenden und abgestorbenen Stammes macht verschiedene Zersetzungszustände (Gärungsphasen usw.) durch, ebenso durchläuft der Holzkörper des Lagerholzes eine Reihe verschiedener Zersetzungsphasen. Jeder dieser Zersetzungszustände stellt eine ganz bestimmte Zustandsphase in chemischer und physikalischer Hinsicht dar. Jeder dieser Zustandsphasen entspricht eine ganz bestimmte, typisch zusammengesetzte, ihr eigene Tiergesellschaft, die in eben dieser Phase die Kambialzone, bzw. das Lagerholz besiedelt, da die Arten jeder dieser Vergesellschaftungen von Tieren, bzw. die Glieder der Lebensvereine in dem jeweilig vorliegenden, bestimmten Zustand der Kambialzone, bzw. des Holzkörpers die ihnen zusagendsten Ernährungsverhältnisse und damit, ernährungsphysiologisch gesehen, die für sie besonders geeigneten Lebens- und Entwicklungsbedingungen vorfinden — wenn die Kombination der abiotischen Faktoren außerdem für sie günstig ist. So entstehen ganz bestimmte Befallsfolgen der Kambialzone und des Lagerholzes. Jede Befallsfolge zeigt eine ganz bestimmte Zusammensetzung von Arten, die für den jeweiligen Zersetzungszustand charakteristisch, weil ernährungsphysiologisch an ihn gebunden ist. Ähnliche Verhältnisse liegen ja auch bei der menschlichen, überhaupt der tierischen Leiche vor. Jeder Gärungs- bzw. Zersetzungsphase derselben entspricht eine ihr eigene, sie kennzeichnende Vergesellschaftung von Lebewesen, deren Ernährung jeweils an die ihr zusagende Zersetzungsphase gebunden ist (vgl. SCHIMITSCHEK 1929).

Das Ziel der Arbeit war, die den einzelnen Zersetzungszuständen der Kambialzone, der absterbenden und abgestorbenen Urwaldhölzer und des Holzkörpers der Lagerhölzer entsprechenden und ihnen eigenen Befallsfolgen zu ermitteln, sowie auch die zerstörende Tätigkeit besonders der Arthropoden zu studieren.

Bevor auf die entomologischen Untersuchungen eingegangen wird, seien der Zersetzungsgang und die Zersetzungserscheinungen wie sie im Urwald Rotwald auftreten, kurz geschildert. Es sei vorausgeschickt, daß es sich in der Kessellage des Urwaldes, angesichts der hohen Feuchtigkeitsverhältnisse durchwegs um sogenannte Feuchtzersetzung handelt, Trockenzersetzung des Lagerholzes kommt hier dementsprechend überhaupt nicht vor. Darauf, daß der Zersetzungsgang bei Feuchtzersetzung und Trockenzersetzung ganz verschieden ist und dementsprechend sich auch verschiedene Tiergesellschaften einstellen, hat schon EIDMANN bei der Untersuchung westafrikanischer Urwälder hingewiesen.

In den untersuchten Teilen des Rotwald liegt, wie erwähnt, durchwegs Feuchtzersetzung vor. Die im Nachstehenden geschilderten Verhältnisse beziehen sich also durchwegs auf diese. Trockenzersetzung, die im Rotwald nur unter ganz bestimmten Verhältnissen, in bestimmten Hanglagen auftritt, wurde noch nicht untersucht und ist in dieser Arbeit nicht behandelt.

Über die Dauer und Geschwindigkeit des Zersetzungsganges im Rotwald und über den Zeitpunkt des Befalles der Lagerhölzer bzw. der absterbenden Stämme durch die einzelnen Befallsserien können ganz genaue Zeitangaben nur teilweise gemacht werden.

Der Befall der Kambialzone durch die erste Befallsfolge geht im Kronenteil des absterbenden Stammes allmählich vor sich, und zwar etwa von der Kronenmitte nach oben und nach abwärts fortschreitend.

Der Befall der Kambialzone von Fichtenwindwürfen an besonnten Bestandeslücken erfolgt bei Windwürfen des Winterhalbjahres durch die erste Kambialbefallsfolge bereits im Frühjahr des folgenden Jahres. Durch die Arten der zweiten Kambialbefallsfolge werden diese Fichten erst zwei Jahre nachdem sie vom Wind geworfen wurden besiedelt.

Der Befall von Fichtenwindwürfen im Bestandesinneren durch die Tiere der ersten Kambialbefallsfolge geht ein bis zwei Jahre, durch die zweite Kambialbefallsfolge drei bis vier Jahre, nachdem die Fichten geworfen wurden, vor sich.

Bei der Tanne erfolgt (gleichfalls nach Beobachtung an Windwürfen) im Bestandesinneren des Urwaldes der Befall der Kambialzone durch die erste Befallsfolge zwei Jahre nachdem die Tannen vom Wind geworfen wurden. (Es handelte sich durchwegs um gesunde, nicht um kranke Stämme, sowohl bei Tanne wie Fichte.) Die Zersetzung der Kambialzone geht im Urwaldinneren des Rotwaldes also sehr langsam vor sich.

Allgemein konnte auch die sehr langsame Zersetzung des Lagerholzes in der Kessellage des Urwaldes festgestellt werden. (Ganz im Gegensatz zu dem raschen Ablauf der Zersetzung wie ihn EIDMANN für den afrikanischen Urwald beschrieben hat.) Dementsprechend erfolgt der Befall des Lagerholzes durch die erste Befallsserie oft durch recht lange Zeiträume. In vielen Lagerhölzern sind mitunter noch 30 bis 50 Jahre nach deren Tode beträchtliche, unzersetzte Holzteile vorhanden, die noch von *Hylecoetus dermestoides* befallen werden! Der Befall durch *H. dermestoides* setzt bei Fichte, Tanne

und Buche im Bestandesinneren meist zwei bis drei Jahre nach deren Tode massenweise ein und erfolgt noch — allerdings spärlich — an unzersetzten Holzteilen bis 50 Jahre nach deren Absterben.

Scardia tessulatella befällt Fichten- und Tannenlagerholz, wenn es neben noch gesunden Holzteilen beginnende Zersetzung aufweist. Die Art gehört der zweiten Befallsfolge des Holzkörpers an. MAYER-WEGELIN hatte nach einer von ihm ausgearbeiteten Methode den genauen Zeitpunkt des Absterbens solcher Lagerhölzer ermittelt. Danach waren seit dem Tode der durch *S. tessulatella* befallenen Fichten 10 bis 40 Jahre verstrichen. Demnach werden Fichten durch die zweite Befallsfolge des Holzkörpers, die der zweiten Zersetzungsphase desselben entspricht, achtbis vierzig Jahre nach der letzterfolgten Jahrringbildung befallen. Daraus ergibt sich, daß die Zersetzung des Lagerholzes im Rotwald sehr langsam erfolgt. Sie schreitet an verschiedenen Stellen und bei verschiedenen Lagerhölzern in verschiedener Geschwindigkeit fort.

Der Fortgang und der Verlauf der Zersetzung des Lagerholzes gehen in den einzelnen Lagerhölzern recht verschieden vor sich, je nach den kleinklimatischen Gegebenheiten der engsten Umgebung.

Es sei schon hier betont, daß die Zersetzung der Kambialzone wesentlich rascher vor sich geht, als jene des Holzkörpers. Es kann daher auch aus dem Zersetzungszustand der Kambialzone keinesfalls auf den Zersetzungsgrad des Holzkörpers geschlossen werden.

Die Zersetzungserscheinungen sind auch in ein und demselben Lagerholze oft recht verschieden. Es sei dies an einigen Beispielen wiedergegeben.

Bei Fichte und Tanne bleibt bei fehlender, d. h. abgefallener Borke und Rinde die äußerste Splintholzschicht manchmal lange unzersetzt, während sich unter ihr bereits starke Rotbraunzersetzung eingestellt hat (Abb. 5). Bei starker Borke und Moderbildung unter derselben stellt sich der Zersetzungsgang oft so dar, wie er in der Abb. 5 (rechts) wiedergegeben ist. Sehr oft ist bei weiter fortgeschrittener Zersetzung die in der Abb. 6 wiedergegebene Anordnung zu finden.

Unterschiede in der Zersetzung ergeben sich auch je nach der Art und Weise in der das Lagerholz aufliegt. Bei fest dem Boden aufliegendem Lagerholz geht die Zersetzung der Holzteile, die dem Boden zugewendet sind, sehr langsam vor sich (Abb. 5), während bei hohl liegenden Lagerhölzern, d. h. bei Stammteilen, die dem Boden nicht direkt aufliegen, die Zersetzung oft viel rascher erfolgt (Abb. 6). So ergeben sich am gleichen Stamm, nebeneinander, ganz verschiedene Zersetzungsgrade. Bei eingewachsenen Ästen geht die Zersetzung stets langsam vor sich.

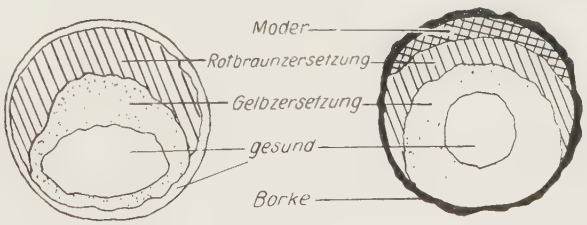


Abb. 5. Zersetzungsbilder von dem Boden aufliegendem Lagerholz

Entsprechend dem verschiedenen Fortgang der Zersetzung und dem verschiedenen Verlauf der Zersetzungsgrade, auch im Einzelstamm, ist nicht

nur die artliche Zusammensetzung der jeweilig vorliegenden Tiergesellschaften, sondern auch die Besiedlungsdichte, d. h. die Wohndichte der Tiere eine sehr verschiedene. Es ergeben sich daher dadurch, daß verschiedene Zersetzungsgrade beim gleichen Lagerholzstück vorliegen, auch verschiedene Befallsfolgen nebeneinander, die z. T. auch ineinander übergreifen und überfließen.

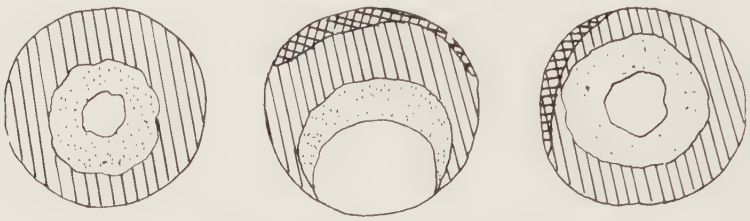


Abb. 6. Zersetzungsbilder von hohlliegendem Lagerholz

Der Ablauf der Zersetzung, besonders die Geschwindigkeit des Fortschreitens der Zersetzung durch Pilze und Bakterien, also durch die Reduzenten, wird weitgehend durch die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse beeinflußt. Ebenso unterliegen aber auch Entwicklungsgeschwindigkeit und Generationsablauf, wie Sterblichkeit, vieler wechselwarmer Tiere, also der Konsumenten, dem bestimmenden Einfluß dieser abiotischer Faktoren.

Der Feuchtigkeitsgehalt der Lagerhölzer ist, wie aus den Tabellen im Teil 2 hervorgeht, sehr hoch. Er betrug im Minimum 58,73, im Maximum 86,68 Gewichtsprozent. In der Regel bewegte sich der Wassergehalt (bei der Entnahme bezogen auf Trockengewicht) zwischen 70 und 80 Gewichtsprozent. Die Schwankungen des Wassergehaltes wurden zwar nicht ermittelt, sie sind aber im Rotwald sicher sehr geringfügig, da in der Kessellage die dauernd hohe relative Luftfeuchtigkeit eine nur unwesentliche Verdunstung zuläßt (vgl. S. 183 f.).

Um auch einen Überblick über die Temperaturverhältnisse im Lagerholz zu gewinnen, wurden im September 1943 in Lagerhölzer verschiedener Zersetzungsgrade, verschiedener Lage und verschiedener Holzarten Holzextremthermometer eingebaut. Insgesamt wurden in fünf Lagerhölzern von Fichte, Tanne und Rotbuche und in einem Fichtenstrunk die Messungen der Holztemperaturen durch ein Jahr lang (bis in den Winter 1944/45) vorgenommen und die Extremwerte wöchentlich abgelesen. Ich möchte nicht versäumen, dem Jäger Hans LAMMER, der die Ablesungen auch bei den ungünstigsten Witterungsverhältnissen gewissenhaft vornahm, auch an dieser Stelle herzlich zu danken.

Die Gefäße wurden 3, 5 und 10 cm tief in den Holzkörper versenkt. Im Winter wurde die Schneedecke nicht gestört, dadurch ergeben sich bei den einzelnen Meßstellen, bei denen ja der Schneeabgang verschieden erfolgte, die verschiedenen Jahressummen der Wochenwerte der Temperaturextreme.

In der nachfolgenden Zusammenstellung ist eine Übersicht über die einzelnen Meßstellen, den Zustand, sowie die Lage der Lagerhölzer gegeben. Alle Lagerhölzer, in denen die Temperaturmessungen vorgenommen wurden, befanden sich im Kleinen Urwald in der nächsten Umgebung der meteorologischen Station. Sie alle unterlagen dem gleichen Standortklima.

Lagerholzmeßstellen

Meßstelle I. Stehender, 4 m hoher Fichtenstrunk. Fichte 1910 abgestorben. Zersetzungsgrad III. Thermometer in 1 m 60 cm über dem Boden. Höhenlage 1045 m.

Meßstelle II. Fichte, Lagerholz. Hohlliegend, und zwar 1 m 30 cm über dem Erdboden. Fichte 1910 abgestorben. Zersetzungsgrad III (nur stellenweise III/IV). Höhenlage 1045 m.

Meßstelle III. Tanne, Lagerholz. Hohlliegend, 30 cm über dem Boden. Zersetzungsgrad IV. Höhenlage 1045 m.

Meßstelle IV. Tanne, Lagerholz. Dem Boden ganz aufliegend. Zersetzungsgrad IV. Zwei Meter neben der Meßstelle III. Höhenlage 1045 m.

Meßstelle V. Tanne, Lagerholz. Windwurf vom Jahre 1941. Holz ganz gesund, unzersetzt. Hohlliegend, 0,5 m über dem Boden. Höhenlage 1045 m.

Meßstelle VI. Rotbuche, Lagerholz. Windwurf vom Jahre 1941, neben Meßstelle V. Holz ganz gesund unzersetzt. Stamm hohlliegend 0,5 m über dem Boden. Höhenlage 1045 m.

Die Messungen erfolgten mit Six Toluol Minima-Maxima Holzthermometern.

Tabelle 4

Häufigkeitsverteilung der Temperaturextreme in 3 cm Holztiefe, von September 1943 bis September 1944, in Wochenwerten

C°	Meßstellen in 3 cm Tiefe											
	I		II		III		IV		V		VI	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
—15—20				3								
—10—15			2	10						4		3
— 5—10		7	5	6		7		3	2	6	2	8
— 5— 0	12	9	11	7	7	3	7	8	8	6	7	2
0— 5	1	9	1	5		9		6		5		7
5—10	1	10	6	9		10	1	12	1	10	2	11
10—15	15	5	7	2	8	2	9	2	8	2	8	2
15—20	10		10		13		9		8		7	
20—25	1				3		5		6		5	
25—26											2	
	40	40	42	42	31	31	31	31	33	33	33	33

Die Ergebnisse der Messungen sind in den Tabellen 4 bis 7 niedergelegt und zwar in der Form von Häufigkeitsverteilungen. Daraus ist die Häufigkeit des Auftretens der einzelnen Temperaturen in 5° C-Stufen zu ersehen.

Aus den Tabellen ist zu entnehmen, daß in 3,5 und 10 cm Holztiefe die Meßstelle II (Fichtenlagerholz 1 m 30 cm über dem Boden, also hohl liegend) sowohl die tiefsten Temperaturmaxima wie auch die tiefsten Temperaturminima aufweist, während die unweit liegenden Lagerhölzer III und IV weit höhere Maxima und Minima der Holztemperatur haben. Der Grund für diese Unterschiede liegt darin, daß in den am Boden direkt aufliegenden Lagerhölzern durch die winterliche Schneedecke die tiefen Luft-

Tabelle 5
Häufigkeitsverteilung der wöchentlichen Temperaturextreme in 5 cm Holztiefe, von September 1943 bis September 1944

C°	Meßstellen in 5 cm Tiefe											
	I		II		III		IV		V		VI	
	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.
−15 20				2								
−10—15			2	2						4		
— 9—10		3	3	11		6				6		7
— 5— 0	12	10	12	4	7	4	7	10	10	3	9	6
0— 5		3		4		6		4		7		6
5—10	5	7	4	6		12	2	12	2	11	5	11
10—15	4	6	6	4	12	3	13	5	10	2	6	3
15—20	7		6		12		8		8		9	
20—23	1						1		3		4	
	29	29	33	33	31	31	31	31	33	33	33	33

Tabelle 6
Häufigkeitsverteilung der wöchentlichen Temperaturextreme in 10 cm Holztiefe, von September 1943 bis September 1944

C°	Meßstellen in 10 cm Tiefe			
	I		II	
	Max.	Min.	Max.	Min
−15 −20		2		
−10—15	2	2		
— 5—10	2	9		3
— 0— 5	13	6	7	6
0— 5	1			2
5—10	5	3	8	10
10—15	5	8	6	3
15—20	5	3	3	
	33	33	24	24

temperaturen nicht zur Auswirkung kommen. Dem Boden nicht direkt aufliegende Lagerhölzer (II, V und VI) haben tiefere Temperaturmaxima und tiefere Temperaturminima als direkt dem Boden aufliegende (IV). Dies bedeutet, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit von beeinflußbaren wechselwarmen Tieren (Insekten) in solchen hohlliegenden Lagerhölzern langsamer verlaufen muß, als in direkt dem Boden aufliegenden Lagerhölzern.

Das gleiche ergibt ein Vergleich zwischen Lagerholzmeßstelle III und IV; das dicht dem Boden aufliegende Lagerholz IV ist wärmer, als das daneben liegende, wenn auch nur wenig (30 cm) hohl liegende Lagerholz III.

Tabelle 7
Jahresschwankungen der Lagerholztemperaturen in C°, in 3,5 und 10 cm Tiefe, in den Lagerhölzern I—VI, von September 1943 bis September 1944

Meßstelle (Lagerholz)	Jahresschwankung								
	Temp. Max.			Temp. Min.			Gesamtschw.		
	3 cm	5 cm	10 cm	3 cm	5 cm	10 cm	3 cm	5 cm	10 cm
	C°								
I	26	28		24	23		31	31	
II	34	31	30	30	30	26	40	36	34
III	27	23	23	22	20	20	32	28	27
IV	27	24		19	18		28	25	
V	29	25		28	27		38	34	
VI	32	28		26	25		38	33	

Ebenso sind V und VI kühler als III und IV, da sie 80 cm über dem Boden hohl liegen und zumindestenst eine Zeitlang der schützenden Schneedecke entbehren.

Die Anzahl der Wochenwerte der Temperaturminima unter 0° C in 3, 5 und 10 cm Tiefe des Hohlkörpers ist bei hohl liegenden Lagerhölzern größer oder gleich (höchstens wenig verschieden) der Anzahl der Wochenwerte der Temperaturminima des Holzkörpers über 0° C.

Die tiefsten Temperaturminima des Holzkörpers treten in stark zersetzten, hohl liegenden Lagerhölzern auf, hier werden —15° C in 3, 5 und 10 cm Holztiefe unterschritten.

Wie zu erwarten, nehmen die Holztemperaturmaxima mit zunehmender Holztiefe ab.

Ganz allgemein gesehen, sind die Holztemperaturen des Lagerholzes im Urwaldinneren kühl. Die häufigsten Temperaturmaxima liegen in 3 cm Tiefe des Holzes zwischen 10° und 15° C (nur bei Stelle III zwischen 15° und 20° C); in 5 cm Tiefe zwischen 10° und 15° (nur bei den Stellen I und VI zwischen 15° und 20°), in 10 cm Tiefe zwischen 5° und 10° C.

Die Jahresschwankung des Holztemperaturmaximums und des Holztemperaturminimums, sowie die Gesamttemperaturschwankung in 3,5 und 10 cm Tiefe ist am größten in den hohl liegenden und am geringsten in den direkt dem Boden aufliegenden Lagerhölzern (vgl. Tab. 7). Die Temperaturverhältnisse der dem Boden direkt aufliegenden Lagerhölzer sind ausgeglichener, als jene der hohl liegenden Lagerhölzer.

Überblickt man nun die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse der Lagerhölzer in der Kessellage des Urwaldes Rotwald, so ergibt sich, daß angesichts der niederen Temperaturen, der kurzen Vegetationsdauer, dem andauernden hohen Feuchtigkeitsgehalt, der praktisch fortfallenden Verdunstung, die Zersetzung der Lagerhölzer langsam vor sich gehen muß. Es dauert im Rotwald mindestens 10 Jahre, bis sich die II. Zersetzungsphase des Lagerholzes von Fichte und Tanne bemerkbar macht; 40 Jahre und mehr, bis die Rotbraunzersetzung in Erscheinung tritt.

Die Zersetzungsphasen und die Befallsfolgen

Für den Befall, d. h. für die Besiedlung und Auswahl des absterbenden Stammes, sowie des Lagerholzes durch die verschiedenen Tierarten, besonders durch die Arthropoden, ist der Zustand der Zersetzung in dem sich die Kambialzone, bzw. das Lagerholz befinden von ausschlaggebender Bedeutung. Die Besiedlung der Kambialzone, bzw. des Lagerholzes erfolgt durch die einzelnen Tierarten stets dann, wenn sie die für die betreffende Tierart jeweils besten Nahrungsbedingungen bieten.

Jede Zersetzungsphase entspricht eine ganz bestimmte Tiergesellschaft, die bei eben dem betreffenden Zersetzungsgrad die besten Nahrungsbedingungen vorfindet. Die Vergesellschaftung von Tieren wird aber auch bei jeder Zersetzungsphase aus anderen Arten, bzw. Gattungen und Familien zusammengesetzt sein. Jedem Zersetzungsgrad einer Holzart entspricht demnach eine artlich und mengenmäßig verschieden zusammengesetzte Tierwelt. Diese Tierwelt besteht einerseits aus Pflanzenfressern (im weitesten Sinne des Wortes) bis zu den Moder- und Detritusfressern und andererseits aus Räubern und Parasiten, die sich auf Kosten der Pflanzenfresser ernähren. Demnach können wir unter einer Befallsfolge die Gesamtheit

aller jener Tiere (Konsumenten = Pflanzenfresser und Parasiten, sowie Räuber) verstehen, die während eines bestimmten Zersetzungsgrades der Kambialzone oder des Holzkörpers diese bewohnen und hier die ihnen zusagende Ernährung finden. Die Ernährungsstätte ist für die meisten dieser Tiere auch Entwicklungsstätte.

Die Untersuchung der Befallsfolgen der sich zersetzenden Kambialzone und der Befallsfolgen des sich zersetzenden Lagerholzkörpers müssen getrennt, jede für sich erfolgen. Der Ablauf der Kambialzersetzung geht naturgemäß als einem Bildungsgewebe viel rascher vor sich als die Zersetzung des Holzkörpers. Beide haben einen verschiedenen Chemismus. Die Kambialzone ist längst völlig zersetzt, die Borke schon zur Gänze abgefallen, während die Zersetzung des Holzkörpers oft erst beginnt. Man kann daher im mitteleuropäischen Urwald aus dem äußeren Zustand der Borke und der Kambialzone auch gar keine Schlüsse auf den Zersetzungszustand des Holzkörpers der Lagerhölzer ziehen. Der Zersetzungsgang des Holzkörpers, die Aufeinanderfolge der Befallsfolgen des Holzes gehen unabhängig von der Kambialzersetzung und im allgemeinen auch ganz unabhängig von den Befallsfolgen der Kambialzone vor sich. Dies erfordert daher auch das gesonderte Studium der beiden Serien von Befallsfolgen, nämlich jener der Kambialzone wie jener des Holzkörpers.

Bereits in einer früheren Arbeit (SCHIMITSCHEK 1929) wurde darauf hingewiesen, daß die Anlockung von Kambialbewohnern wie Borkenkäfern *(Ips)* und Bockkäfern (z. B. *Tetropium*) durch das Auftreten bestimmter Duftstoffe, die bei der Zersetzung der Kambialzone entstehen und frei werden, bewirkt wird. So handelt es sich z. B. bei der ersten Phase der Kambialzersetzung der Fichte um Geruchsgemische von Aminen mit Terpenen bei gleichzeitig starkem Auftreten von Ammoniak. (In den letzten Jahren hat BECKER nachgewiesen, daß die Anlockung des Hausbockes durch β-Pineen erfolgt.)

Den ganzen Vorgang kann man sich wohl so vorstellen, daß das reife Weibchen, bzw. das reife Männchen auf der instinktiven Suche nach dem Geschlechtspartner, bzw. der geeigneten Brutstätte, dem Geruche „zur Eiablage geeignet" begegnen und nun aktiv die entsprechende Stelle, bzw. den entsprechenden Baumteil aufsuchen. Die Duftwirkung als solche, äußert sich wohl zweifellos als Geschlechtsreiz. Auch bei den Warmblütlern, bis zu deren höchst organisierten Arten, wirken Duftstoffe als maßgeblicher Geschlechtsreiz, auch beim Menschen.

Beim absterbenden Baum (oder auch beim liegenden Fangbaum) kann man sehr häufig die Beobachtung machen, daß unter einigen knapp nebeneinander liegenden Stämmen der eine oder der andere beim Befall durch Borkenkäfer augenfällig bevorzugt wird, während andere zunächst gar nicht befallen werden. Es werden eben zunächst jene Stämme, bzw. Lagerhölzer befallen, deren Kambialzone sich in der für die betreffende Art bestgeeigneten Zersetzung befindet. Zunächst ist dies stets eine bestimmte Gärungsphase der Kambialzone. Der praktische Forstmann, stets ein ausgezeichneter Beobachter des Naturgeschehens, hat hierfür den treffenden Ausdruck: „fängisch werden des Fangbaumes" geprägt. Es ist eine alte Erfahrungstatsache, auf die schon in der alten forstentomologischen Literatur hingewiesen wurde, daß die Fangbäume erst einige Zeit nach deren Fällung

(bzw. nach der Ringelung stehender Fangbäume) fängisch werden, also eben dann, wenn sich die Kambialzone in dem entsprechenden Zersetzungszustand befindet. Dies tritt in verschiedenen Lagen zu verschiedenem Zeitpunkt ein. In Gebieten mit sehr hoher relativer Feuchtigkeit, werden z. B. stehende Fangbäume erst ein Jahr nach erfolgter Ringelung fängisch (Schimitschek 1931).

Wie die verschiedenen Duftstoffe der aufeinanderfolgenden Kambialzersetzung verschiedene Insektenarten anlokken, so auch jene der aufeinanderfolgenden Zersetzungsgrade des Holzkörpers. Nicht nur die Anlockung der verschiedenen rindenbrütenden und holzbrütenden Insekten erfolgt auf diese Art und Weise, sondern auch jene der räuberisch bzw. parasitisch sich von den Pflanzenfressern ernährenden Insekten wie Staphyliniden, Ichneumoniden usw.

1. Die Befallsfolgen der Kambialzone

Einen Überblick über die Zersetzungsphasen und die Zusammensetzung der Befallsfolgen vermitteln die Tabellen 8 und 9. Die genaue Zusammenstellung aller festgestellten Arten der Kambialbefallsfolgen von

Tabelle 8

Die Zersetzungsgrade der Kambialzone von Fichte und Tanne und kurze Charakteristik der Kambialbefallsfolgen

	Zersetzungsgrad	Charakteristik der Befallsfolge
I.	Erstes Stadium des Kränkelns, bzw. des Alterstodes oder frische Windwürfe Erste Gärungsphase. Kambium beim Befall meist nicht verfärbt	a) in besonnten Stämmen: *Ipidae* die zum Primärauftreten neigen, wie *Ips typographus* u. *I. amitinus.* *Cerambycidae (Tetropium)* *Cleridae,* *Staphylinidae* *Chalicididae* Diptera: *Xylophagus* *Lonchaea, Medetera.* b) im Schatten: *Ipidae* (sekundäre Arten) *Cerambycidae (Tetropium)* *Curculionidae (Pissodes)* *Cleridae,* *Staphylinidae*
II.	Fortschreitende Zersetzung. Bast meist verfärbt, braun oder doch stark braunfleckig. Bast noch feucht	*Carabidae* *Staphylinidae* *Cleridae* *Pyrochroa* *Cerambycidae* *Ipidae* Diptera: *Xylophagus* *Syrphidae.*
III.	Mulm reichlich vorhanden. Borke reißt stellenweise auf	*Glomeridae* *Diplopoda* *Chilopoda* *Carabidae* *Staphylinidae* *Elateridae* *Pyrochroa* *Cerambycidae* *Diptera*
IV.	Starke Mulm- und auch Moderanhäufung, zwischen Borke und Holz. Borke beginnt sich stellenweise abzulösen und auch abzufallen	*Annelida* *Gastropoda* *Isopoda* *Acarina* *Araneina* *Glomeridae* *Diplopoda* *Chilopoda* *Collembola* *Protura* *Psocidae* *Carabidae* *Staphylinidae* *Elateridae* *Pyrochroa* *Diptera*

Tabelle 9
Die Zersetzungsgrade der Kambialzone der Rotbuche und kurze Charakteristik der Kambialbefallsfolgen

	Zersetzungsgrad	Charakteristik der Befallsfolge
I.	Erste Gärungsphase der Kambialzone	*(Lymexylonidae)*
II.	Fleckigwerden und Verfärbung der Kambialzone	*Staphylinidae* *Nitidulidae* *Elateridae* *(Lymexylonidae)* *Cerambycidae*
III.	Geringe Mulmmengen vorhanden, Borke beginnt stellenweise aufzuspringen	*Gastropoda* *Isopoda* *Glomeridae* *Diplopoda* *Chilopoda* *Carabidae* *Staphylinidae* *Elateridae* *Cerambycidae* *Diptera*
IV.	Starke Anhäufung schwarzbrauner Mulm- u. Modermengen zwischen Borke und Holz. Die Borke beginnt sich stellenweise zu lösen und örtlich abzufallen.	*Annelida* *Gastropoda* *Isopoda* *Aranaea* *Acarina* *Glomeridae* *Diplopoda* *Chilopoda* *Collembola* *Protura* *Psocidae* *Carabidae* *Staphylinidae* *Elateridae* *Diptera*

Fichte, Tanne und Buche ist in den Tabellen der folgenden Teile dieser Arbeit niedergelegt.

Die erste Befallsfolge der Kambialzone wird durch die erste Zersetzungsphase derselben bedingt, weiters aber auch durch die jeweils vorliegenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse der Kambialzone stark beeinflußt.

Die erste Zersetzungsphase ist ein „Stocken der Säfte" des absterbenden Baumes. Wie bereits erwähnt eine Gärung, bei der bei Fichte und Tanne Amine, Terpene und Ammoniak auftreten.

Bei dieser Zersetzungsphase ist die Kambialzone im Zeitpunkt des Befalles weiß und dem Augenschein nach kaum verändert. Sie ist dem absterbenden Baum, dem kränkelnden Baum sowie frischen Windwürfen und Windbrüchen eigen.

Die erste Befallsfolge der Kambialzone der Fichte setzt sich zum Teil aus Arten zusammen, die unter gegebenen Umständen leicht zum Primärauftreten neigen, wie z. B. *Ips typographus, Ips amitinus, Pityogenes chalcographus, Tetropium fuscum.*

Ein Unterschied in der Zusammensetzung der ersten Befallsfolge der Fichtenkambialzone besteht zwischen Stämmen die an besonnten Stellen stehen oder liegen (z. B. an Urwaldlücken) und solchen, die sich im Urwaldinneren befinden. Diese Unterschiede werden durch die verschiedenen Ansprüche bedingt, die von den einzelnen Insektenarten an die kleinklimatischen Verhältnisse gestellt werden. So tritt z. B. der wärmeliebende *Ips typographus* im Urwald nur in solchen Stämmen auf, die sich am Rand von Urwaldlücken befinden oder auf solchen liegen, während der als Glazialrelikt anzusprechende *Hylurgops glabratus* stets nur in Fichten im Urwaldinneren auftritt. Auch *Dryocoetes autographus, Hylurgops palliatus, Polygraphus poligraphus* bevorzugen den Bestandesschatten, das kühle Bestandesklima des Urwaldinneren.

Im Rotwald ergeben sich z. B. folgende verschieden zusammengesetzte erste Befallsfolgen der Kambialzone der Fichte, je nachdem ob der absterbende oder gefallene Fichtenstamm besonnt ist (in einer Urwaldlücke

steht oder liegt) oder ob er im Inneren des Bestandes sich befindet, also im Bestandesschatten ist:

a) besonnt	b) im Inneren des Urwaldbestandes
I. Befallsfolge	I. Befallsfolge
Pityogenes chalcographus	*Polygraphus poligraphus*
Ips typrographus	*Hylurgops palliatus*
Ips amitinus	*Hylurgops glabratus*
Tetropium fuscum	*Dryocoetes autographus*
Clerus formicarius	*Tetropium fuscum*
Hylurgops palliatus (a. d. Unterseite)	*Clerus formicarius*
Staphyliniden	*Lonchaea*
Rhopalicus suspensus (Chalc)	*Medetera*
Diptera (räuberisch)	
II. Befallsfolge	II. Befallsfolge
Hylurgops palliatus	*Hylurgops palliatus*
	Syrphidenlarven
	Cecidomyidenlarven

Die erste Kambialbefallsfolge der Fichte ist demnach charakterisiert durch das Auftreten von Borkenkäfern und von *Tetropium fuscum*. Gemeinsam mit den Borkenkäfern treten Räuber und Parasiten auf, wobei die Räuber vorwiegen, die Parasiten dagegen nur eine geringe Rolle spielen. Als Räuber treten Staphyliniden, *Clerus*, räuberische Dipterenlarven wie *Medetera, Lonchaeae*, seltener *Xylophagus* auf. In beschatteten Fichten gehören zur ersten Kambialsbefallsfolge noch in der Kambialzone sich entwickelnde Syrphidenlarven.

Bei der Tanne ist die erste Kambialbefallsfolge gekennzeichnet durch das Auftreten von *Pisodes piceae*, während im Rotwald auffallender Weise weder *Cryphalus piceae* noch *Ips curvidens* noch andere typische Tannenborkenkäfer festzustellen waren. Von Ipiden war nur *Dryocoetes autographus* zu verzeichnen. Weiters treten auf: Staphyliniden, *Clerus, Xylophagus*.

Besonders arm ist die erste Kambialbefallsfolge der Rotbuche. Das Auftreten von Borkenkäfern war im Rotwald überhaupt nicht zu verzeichnen. Lediglich Larvengänge von *Hylecoetus dermestoides*, die an sehr feuchten Örtlichkeiten häufig in der Kambialzone verlaufen, waren festzustellen.

Der zweiten Zersetzungsphase der Kambialzone entspricht die zweite Kambialbefallsfolge. Die zweite Zersetzungsphase ist durch fortschreitende Zersetzung des Kambiums gekennzeichnet. Der Bast ist nun in der Regel braun verfärbt, oder doch zum größten Teil verfärbt, oder stark braunfleckig. Er läßt sich aber, soweit er durch Fraß nicht zerstört und genügend feucht ist, noch abziehen. Fraßgänge der Tiere der ersten Befallsfolge haben bereits eine gewisse, noch geringe Mulmmenge geschaffen. Dadurch sind nun schon weitere Ernährungsmöglichkeiten gegeben, die z. B. von mulmbewohnenden Staphyliniden benutzt werden.

Bei der Fichte besteht die zweite Kambialbefallsfolge aus ausgesprochen sekundären Ipiden wie *Xylechinus pilosus, Hylurgops-Arten, Dryocoetes autographus*, also Kambiumfressern und aus deren Räubern, wie Staphyliniden, *Clerus*, räuberischen Dipterenlarven. Von Kambiumfressern treten nun noch Cerambyciden, wie Rhagiumarten hinzu und deren Räuber wie Carabiden, Elateridenlarven, Pyrochroalarven sowie Dipterenlarven wie Xylophagus, die in der 2. Befallsfolge wesentlich häufiger sind als in der ersten, in der Xylophagusarten seltener vorkommen. Besonders typisch für den Rotwald ist das nicht seltene Auftreten von Syrphidenlarven (Syr-

phidenlarven Nr. I, II und III, vgl. nächster Teil) in der Fichtenkambialzone des zweiten Zersetzungsgrades.

Die 2. Befallsfolge enthält also vorwiegend andere Arten als die erste. Ihr Auftreten hängt innig mit den veränderten Nahrungsbedingungen zusammen. So wird z. B. durch das Vorhandensein, wenn auch geringer Mulmmengen erst die Existenzmöglichkeit für mulmfressende Coleopterenlarven gegeben, wie z. B. mancher Staphylinidenarten. Erst die stärkere Zersetzung des Kambiums bietet auch den Rhagiumarten, wie manchen Syrphidenlarven Lebensmöglichkeit.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Tanne. Auch der zweiten Kambialbefallsfolge fehlen die Ipiden hier fast völlig, nur *Dryocoetes autographus* tritt häufig auf, sowie die von seiner Brut räuberisch lebenden Staphyliniden- und Dipterenlarven. Im übrigen ist das Bild der 2. Befallsfolge ähnlich jenem in der Fichte, doch fehlen die Syrphidenlarven.

Bei der Rotbuche tritt in der 2. Kambiumbefallsfolge *Rhagium mordax* auf. Ferner sind reichlich vertreten Staphyliniden, Nitiduliden und in geringer Zahl Elateridenlarven.

Bei allen drei Holzarten treten als Charaktertiere der 2. Kambialbefallsfolge Rhagiumarten und deren Räuber auf. Ebenso neben räuberischen, auch mulmbewohnende Staphyliniden und Elateriden.

Die dritte Zersetzungsphase der Kambialzone ist durch das Vorhandensein reichlicher Mulmmengen gekennzeichnet. Das Kambium ist meist nur mehr an dickborkigen Stammteilen mehr oder weniger unzerstört vorhanden. Die Borke beginnt oft stellenweise aufzuspringen. Große Fruchtkörper von *Fomes fomentarius* bzw. *Ganoderma applanata* sind vorhanden. Die dritte Befallsfolge der Kambialzone — man kann nun wohl nicht mehr von Kambium sprechen — zeigt bei allen drei Holzarten die gleichen Grundzüge. Als Kambiumfresser Rhagiumarten und deren Räuber. Ein gesteigertes Vorkommen von Carabiden, Elateriden, Pyrochroalarven sowie räuberischen aber auch moderbewohnenden Staphyliniden. Neu hinzugetreten sind Gastropoden, Isopoden, Glomeriden, Diplopoden und Chilopoden, sowie Acarina und Collembolen.

Bei der letzten, der vierten Zersetzungsphase der Kambialzone sind kaum mehr Bastreste vorhanden, die den Kambiumfressern als Nahrung dienen könnten. Zwischen Borke und Splintoberfläche haben sich mehr oder weniger starke Mulm- und Modermengen angehäuft. Die Borke beginnt sich stellenweise zu lösen und auch abzufallen, besonders in trockenen Hanglagen, während sie in der feuchten Kessellage des Urwaldes meist noch lange, oft sogar bis zum modrigen Zerfall des Holzkörpers auf diesem bleibt und eine üppige Moosvegetation, sowie jungen Fichten- und Tannennachwuchs trägt.

Die vierte Befallsfolge der Kambialzone besteht aus Moderfressern, Räubern und aus Arten, die nur unter der Borke Schutz suchen. Sie zeigt das Vorherrschen der Elemente der Bodentierwelt des Waldes. Wir finden: Anneliden, Gastropoden, Isopoden, *Aranaea, Acarina,* Glomeriden, Diplopoden, Chilopoden, Collembolen, Proturen, Psociden, Carabiden, Staphyliniden, Elateriden, Pyrochroalarven, Dipterenlarven.

Die einzelnen Befallsfolgen der Kambialzone greifen natürlich ineinander über. Am gleichen Stamme kann man die verschiedenen Befallsfolgen gleichzeitig nebeneinander vorfinden. So kann z. B. der ganze Vorgang

der Zersetzung und die Aufeinanderfolge der Befallsfolgen in dem dünnborkigen Kronenteil des Lagerholzes schon viel weiter fortgeschritten sein, als in den dickborkigen, unteren Stammteilen, bei denen auch die chemischen Prozesse, wie die biologischen, entsprechend dem kühleren Kambialklima, langsamer verlaufen als in dem dünnborkigen Kronenteil.

Verschiedenheiten in der Zusammensetzung und in der Aufeinanderfolge der einzelnen Befallsfolgen ergeben sich auch bei verschiedenen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen, worauf bereits bei der ersten Befallsfolge der Fichtenkambialzone hingewiesen wurde. Ähnlich ist stets festzustellen, daß das Auftreten von zahlreichen Cecidomyidenlarven bei Tanne und Fichte und das Vorkommen der Syrphidenlarven in der Fichtenkambialzone an das Vorhandensein reichlicher Feuchtigkeit gebunden ist. In der Kambialzone stark besonnter Fichten, die rasch austrocknen, fehlen sie gänzlich. Es ergibt sich also in der Zusammensetzung der Kambialbefallsfolgen eine ungemein große Vielfalt, die nicht nur vom Zersetzungsgrad der Kambialzone, sondern auch von den kleinklimatischen Verhältnissen der Kambialzone bedingt wird.

2. Die Befallsfolgen des Holzkörpers

So wie sich der Befall der Kambialzone der Lagerhölzer dem Ablauf und Zustand der Zersetzung entsprechend verschieden gestaltet, so sind auch beim Holzkörper der Lagerhölzer verschiedene Zersetzungszustände und diesen entsprechende verschieden zusammengesetzte Befallsfolgen zu unterscheiden. Die Tabellen 10 und 11 enthalten eine Übersicht über die

Tabelle 10

Die Zersetzungsgrade des Holzkörpers von Fichten- und Tannenlagerholz und kurze Charakteristik der Befallsfolgen

	Zersetzungsgrad	Charakteristik der Befallsfolge
I.	Holz ganz gesund	*Lymexylonidae (Hylecoetus dermestoides) Cerambycidae* (Puppenwiegen von *Tetropium fuscum) Ipidae (Xyloterus)*
II.	Beginnende Angriffe durch Pilze. Pilzmyzel im Holz vorhanden. Holz noch hart	*Staphylinidae Cisidae Elateridae Lymexylonidae Cerambycidae Tineidae*
III.	Gelbzersetzung. Holz gelb bis braungelb verfärbt. Fleckig. Weicher	*(Gastropoda) Glomeridae (Diplopoda) Carabidae Staphylinidae Lucanidae Elateridae Cerambycidae*
IV.	Rotbraunzersetzung. Holz rotbraun verfärbt, weich, wie ein Schwamm zusammenpreßbar. Sehr hoher Wassergehalt	*Gastropoda Isopoda Acarina Glomeridae Diplopoda Chilopoda Collembola Carabidae Staphylinidae Lucanidae Elateridae Diptera*
V.	Schwarzbrauner Holzmoder	*Annelida Gastropoda Isopoda Aranaea Acarina Glomeridae Diplopoda Chilopoda Collembola Protura Carabidae Elateridae Diptera*

Tabelle 11

Die Zersetzungsgrade des Holzkörpers von Rotbuchenlagerholz und kurze Charakteristik der Holzbefallsfolgen

	Zersetzungsgrad	Charakteristik der Befallsfolge
I.	Holz ganz gesund	*Lymexylonidae (Hylecoetus) Ipidae(Xyloterus)*
II.	Beginnende Zersetzung. Holz ganz hart	*Staphylinidae Elateridae Lymexylonidae Cerambycidae*
III.	Holz gelbrötlich, oder schwach bläulichgrün. Holz noch fest, recht hart, aber weicher als bei II	*(Gastropoda) (Isopoda) (Glomeridae) (Diplopoda) Chilopoda Carabidae Staphylinidae Lucanidae Elateridae Cerambycidae Diptera: Tipulidae Syrphidae Xylophagus*
IV.	Färbung blaugrün oder weiß. Weichzersetzung. Sehr weich und sehr feucht	*Gastropoda Isopoda Acarina Glomeridae Diplopoda Chilopoda Collembola Protura Carabidae Staphylinidae Lucanidae Elateridae Formicidae Tipulidae*
V.	Schwarzbrauner Holzmoder	*Annelida Gastropoda Aranaea Acarina Glomeridae Diplopoda Chilopoda Collembola Protura Carabidae Lucanidae Elateridae Formicidae Diptera*

Zersetzungsphasen des Holzkörpers und eine kurze Kennzeichnung der Befallsfolgen. Die gesamten festgestellten Arten der einzelnen Befallsfolgen des Holzkörpers sind den Tabellen der folgenden Teile dieser Arbeit zu entnehmen, wo auch die Besprechung der einzelnen Arten erfolgt.

Die erste Befallsfolge des Holzkörpers ist an das noch völlig gesunde, weder von Pilzen, noch Bakterien angegriffene Holz gebunden. Sie zeigt hinsichtlich der Zusammensetzung bei allen drei Holzarten gleiche Züge. Vorzüglich besteht sie aus *Hylecoetus dermestoides* und *Xyloterus*-Arten; also aus Insekten, die durch Pilzzucht außerhalb des tierischen Körpers die Zellulose aufschließen, wie dies bei den *Xyloterus*-Arten *der Fall ist.*

Die erste Befallsfolge des Holzkörpers von Fichte und Tanne enthält im Rotwald auch Cerambyciden, allerdings nur *Tetropium fuscum,* dessen Larven zur Anlage der Puppenwiege in den Holzkörper eindringen. *Monochamus*-Arten, wie sie im Wirtschaftswald des Gebietes häufig sind, wurden im Urwald überhaupt nicht festgestellt.

Die zweite Zersetzungsphase des Holzkörpers (eigentlich die erste, da die erste Befallsfolge dem völlig gesunden Holz eignet) ist durch die beginnenden Angriffe durch Pilze gekennzeichnet. Es treten Pilzmycele im Holzkörper auf. Bei allen drei Holzarten ist aber der Holzkörper noch recht fest und hart.

Bei Fichte und Tanne setzt sich die zweite Befallsfolge des Holzkörpers zusammen aus Cisiden, Cerambyciden und Tineiden, so wie räuberisch lebenden Elateridenlarven *(Melanotus).* Hervorzuheben ist die Entwicklung der

Larven von *Rhagium bifasciatum* im Holzkörper, sowie das Auftreten von *Scardia tessulatella* (Lep. *Tineidae),* letzteres ist stets nur an die zweite Zersetzungsphase gebunden, so daß man sie als ausgesprochenes Charaktertier derselben bezeichnen kann. Sie ist stets an Fichten- und Tannenlagerholz der zweiten Zersetzungsphase gebunden und oft mit *Cis dentatus* vergesellschaftet. Auch Staphyliniden treten bereits, wenn auch noch in geringer Arten- und Individuenzahl auf.

Die zweite Befallsfolge des Rotbuchenholzes ist ähnlich zusammengesetzt wie jene von Fichte und Tanne. Von Cerambyciden tritt *Rhagium mordax* als Holzbewohner auf! Tineidenlarven, wie sie bei Tanne und Fichte vorhanden sind, fehlen der 2. Befallsfolge der Rotbuchen ebenso Cisiden.

Bei den Holzfressern der 2. Befallsfolge handelt es sich vielfach um Arten, deren Larven intracellulare Symbiose mit Mikroorganismen besitzen, wie die Cerambycidenlarven. Hierauf wird später noch näher einzugehen sein.

Über den Weg der Larvengänge der Cerambyciden beginnt nun bereits die Einwanderung von Milben und Collombolen, die zunächst das Bohrmehl in den Bockkäfergängen besiedeln allerdings noch in geringer Bevölkerungsdichte. Es ist dies das erste Eindringen von „Bodentieren" in den in Zersetzung befindlichen Holzkörper.

Der dritte Zersetzungsgrad bewirkt schon eine sehr deutliche und augenfällige Veränderung der von ihm erfaßten Lagerholzteile. Bei Fichte und Tanne wird diese Zersetzungsphase am besten als Gelbzersetzung oder als Braungelbzersetzung bezeichnet. Das Holz nimmt eine gelbe Farbe, die meist einen Stich in Bräunliche zeigt, an, ist oft weißfleckig und hat bereits merklich an Festigkeit eingebüßt.

Ganz anders äußert sich der dritte Zersetzungsgrad des Rotbuchenlagerholzes. Die Färbung ist fleckenweise gelbrötlich oft mit dunkleren gelbgrünen Stellen durchsetzt. Letzeres meist nur in recht feuchten Lagen. Die dunklere, gelbgrüne Färbung wird durch die Pilze *Chlorosplenium aeruginosum* und *Chlorosplenium aeruginascens* verursacht. Solche durch diesen Pilz schön gelbgrün bis grün verfärbten Rotbuchenholzteile wurden früher vielfach für Intarsien verwendet, wie wir sie z. B. bei Maria-Theresia-Möbel, bei Barockmöbel finden. Das Holz ist noch recht hart, aber bereits wesentlich weicher als bei Zersetzungsgrad 2.

Die dritte Befallsfolge des Holzkörpers von Fichte und Tanne zeigt im allgemeinen gemeinsame Züge, aber auch gewisse Verschiedenheiten. Als Holzfresser herrschen durchaus Cerambycidenlarven vor, so jene von *Rhagium bifasciatum* als deren Räuber Carabiden- und Elateridenlarven auftreten. Bei beiden Holzarten ist das erste, noch geringe Auftreten von Lucanidenlarven *(Ceruchus chrysomelinus)* festzustellen. Staphyliniden sind in der dritten Befallsfolge des Tannenlagerholzes viel häufiger sowohl der Arten- wie Individuenzahl nach vertreten, als im Fichtenlagerholz der gleichen Befallsfolge. Darunter befinden sich zahlreiche Arten, die von zerfallender Pflanzensubstanz leben.

Diplopoden und Glomeriden treten nur vereinzelt an stärker zersetzten Stellen, die mehr oberflächlich liegen, auf. Die Einwanderung und Ausbreitung der Milben, Collembolen, Proturen usw. geht jetzt allgemein vor sich.

Die dritte Befallsfolge des Rotbuchenlagerholzes zeigt für diese Zersetzungsphase eigene, ihr typische Arten. Es sind aber auch noch

Arten der 2. und auch schon Arten, die der 4. Befallsfolge eigen sind, vorhanden, ähnlich, wie dies auch bei Fichte und Tanne der Fall ist. Es treten noch Cerambycidenlarven, wie *Rhagium mordax* im Holzkörper auf, aber auch schon Lucanidenlarven wie *Ceruchus chrysomelinus, Sinodendron cylindricum,* vereinzelt auch Tipulidenlarven. Carabiden und Staphyliniden sind noch gering vertreten. Typisch für die dritte Befallsfolge des Rotbuchenholzes ist in der Kessellage des Urwaldes das Auftreten von *Temnostoma sp. (Syrphidae),* einem ausgesprochenen Charaktertier dieser Befallsfolge. Räuberisch lebende Staphyliniden, Elateriden und Dipteren *(Xylophagus)* stellen den genannten Holzfressern nach. Ganz allgemein ist die Arten- und Individuenzahl der Staphyliniden noch gering, die Moderbewohner finden noch keine optimalen Bedingungen.

Die Einwanderung von Milben, von Collembolen, kurz den sogenannten „Bodentieren" erfolgt jetzt schon allgemein. An stärker zersetzten Stellen sind auch schon Diplopoden und Glomeriden, wie Chilopoden vorhanden.

So bildet die dritte Zersetzungsphase bzw. die dritte Befallsfolge im großen gesehen ein Übergangsstadium, das wohl typische Tiere besitzt, aber auch noch Tiere der zweiten und bereits schon Tiere der vierten Befallsfolge.

Der vierte Zersetzungsgrad ist wieder bei Fichte und Tanne übereinstimmend. Es ist die Phase der Rotbraunzersetzung des Holzkörpers. Das Holz ist satt rotbraun verfärbt, sehr weich und hat hohen Wassergehalt. Rotbraun zersetzte Holzteile lassen sich wie ein Schwamm mit der Hand zusammendrücken, so daß das Wasser wie aus einem Schwamm ausfließt.

Bei der Rotbuche ist die Färbung blaugrün oder weißlich, das Holz ist ganz weich geworden und hat hohen Wassergehalt. Man kann diesen Zersetzungsgrad des Rotbuchenholzes als Weichzersetzung bezeichnen.

Die vierte Befallsfolge zeigt bei Fichte und Tanne übereinstimmende Züge, ebenso vielfach gleiche Arten. Ein Unterschied besteht wiederum darin, daß die Staphyliniden in der 4. Befallsfolge des Tannenholzes sowohl nach Arten- wie Individuenzahl viel reicher vertreten sind, als in der gleichen Befallsfolge des Fichtenlagerholzes. Bei beiden Holzarten treten in der 4. Befallsfolge keine Cerambycidenlarven mehr auf, wohl aber Lucanidenlarven; Carabiden- und Elateridenlarven sind zahlreich vorhanden, Staphyliniden besonders in Tanne.

Das Auftreten von Gastropoden nimmt zu, ebenso jenes der Isopoden, Diplopoden, Glomeriden, wie Chilopoden sind nun reichlich vertreten. Beherrscht wird die 4. Befallsfolge bei allen drei Holzarten schon von den „Bodentieren", also Acariana, Collembolen, Proturen.

Die vierte Befallsfolge der Rotbuche ist hinsichtlich des Auftretens größerer Formen gekennzeichnet durch das zahlreiche Auftreten von Lucanidenlarven (so *Systenocerus caraboides* in Massen) und an stärker zersetzten Stellen von Tipuliden; Carabiden-, Elateriden- und Xylophaguslarven sind häufig. Neu sind *Myrmica*-Kolonien hinzugetreten. Staphyliniden sind der Arten- wie Individuenzahl nach seltener geworden. Auch bei der Rotbuche ist, wie bei Fichte und Tanne, das Zunehmen der Gastropoden, Glomeriden und besonders Chilopoden festzustellen. Auch bei der 4. Befallsfolge des Rotbuchenholzes ist die Bevölkerungsdichte der „Bodentiere" (Milben, Collembolen) so hoch, daß sie das Bild beherrschen. Sie sind die am häufigsten vorhandenen, alles durchdringenden Tiere.

Der fünfte Zersetzungsgrad des Holzkörpers ist bei allen drei Holzarten Fichte, Tanne und Rotbuche gleichartig gekennzeichnet. Das Lagerholz ist modrig zersetzt, in schwarzbraunen Holzmoder übergegangen. Das feste Holzgefüge hat sich aufgelöst, es liegt eine Masse nur mehr oder weniger losen Zusammenhanges vor. Zahlreiche Hohlräume wechseln mit weichzersetzten und wenigen schwächer zersetzten, aus Spätholzteilen bestehenden Teilchen durcheinander gemengt ab. Noch lange aber ist die Stammform erhalten, besonders bei in den Boden halb eingesunkenen Lagerhölzern und nur ganz allmählich erfolgt der Zerfall und die Umwandlung in Erdreich. Es ist bemerkenswert, daß noch lange eine meist scharfe Trennung zwischen dem modrigen Lagerholz und dem Erdboden bestehen bleibt.

In der fünften Befallsfolge treten bei Tanne und Fichte die Lucanidenlarven nicht mehr auf, wohl aber noch im Rotbuchenmoder. Von Coleopteren sind Carabiden und Elateriden vertreten. Hymenopteren und auch Dipteren treten zurück.

Die fünfte und letzte Befallsfolge, die des Moders, hat eine sie beherrschende, ausgesprochene Bodentierwelt. Anneliden, Gastropoden, Isopoden, besonders aber *Aranaea, Acarina,* Glomeriden, Diplopoden, Chilopoden, Collembolen, Proturen. Acarina und Collembolen treten in besonders hoher Bevölkerungsdichte auf. Die „Bodentiere" stellen die Hauptbevölkerung der 4. und 5. Befallsfolge dar. Sie setzen sich aus Holzfressern, Pilzfressern, Moderfressern und räuberisch lebenden Arten zusammen.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Besiedlung durch Milben, Collembolen usw., also mit jener Gruppe, die wir hier kurz als „Bodentiere" bezeichnen, natürlich nicht erst erfolgt, wenn die Masse des Lagerholzes in Moder übergeht oder übergegangen ist, sondern schon wesentlich früher, so auf dem Weg über die Cerambycidenlarvengänge schon sehr bald. Ebenso, ausgehend von den Mulm- und Moderschichten der Kambialzone, deren Zerfall ja viel früher erfolgt, als jener des Holzkörpers.

Die ersten Befallsfolgen der Kambialzone und des Lagerholzes bestehen aus hochspezialisierten Arten, also aus Arten, die ernährungsphysiologisch auf eine ganz bestimmte Nahrungsbeschaffenheit eng spezialisiert sind und die damit auch ausgesprochene Geruchsspezialisten sind. Ihre Ernährungsmöglichkeit liegt in sehr engen Grenzen, wie z. B. bei den hochspezialisierten Borkenkäfern.

Die folgenden Befallsgesellschaften zeigen zum Teil schon weitere Grenzen hinsichtlich ihrer Nahrungsansprüche. So z. B. Cerambyciden und Lucaniden, die das in fortschreitender Zersetzung befindliche Lagerholz besiedeln.

Die letzten zwei Befallsfolgen sind aus Tierarten zusammengesetzt, die im Gegensatz zu den Erstbesiedlern der ersten Befallsfolgen am wenigsten eng spezialisiert sind, das heißt, daß sie in recht verschiedenem Substrat leben können, wenn ihnen nur in irgend einer Form zerfallende bzw. zerfallene pflanzliche Substanz (oder auch Pilze, Detritus usw.) als Nahrungsquelle zur Verfügung steht. Dies ist z. B. bei der großen Gruppe der „Bodentiere" der Fall, so den größtenteils von toter, sich zersetzender Pflanzensubstanz lebenden Milben, den Collembolen u. a. m. Solche Arten finden sich sowohl in dem sich zersetzenden Lagerholz, im Moder, in der Bodenstreu wie im Boden selbst. Es wird auf diese Fragen später noch näher eingegangen werden.

Fortsetzung folgt.

Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge

IV.

Untersuchungen über den „Eisernen Bestand" von Kiefernspanner *(Bupalus piniarius* L.*)*, Forleule *(Panolis flammea* Schiff.*)* und Kiefernschwärmer *(Hyloicus pinastri* L.*)*

Von

F. Schwerdtfeger

Mit 23 Abbildungen und 48 Tabellen

Inhalt: I. Zweck und Ausführung der Untersuchungen S. 216. — II. Untersuchungsergebnisse S. 222. — A. Fruchtbarkeit und Sterblichkeit der Populationen S. 222. — 1. Weibchenanteil S. 222; a) Kiefernspanner S. 222; b) Forleule S. 226; c) Kiefernschwärmer S. 277; d) Erörterung der Ergebnisse S. 228. — 2. Puppengewicht und Eiproduktion S. 230; a) Kiefernspanner S. 230; b) Forleule S. 235; c) Kiefernschwärmer S. 238; d) Erörterung der Ergebnisse S. 240. — 3. Sterblichkeit S. 241; a) Kiefernspanner S. 245; b) Forleule S. 248; c) Kiefernschwärmer S. 249; d) Parasiten S. 251; aa) Die Parasiten der drei Schädlingsarten S. 251; bb) Besondere Beobachtungen an Parasiten S. 254; e) Andere Lepidopteren S. 257. — B. Erscheinungszeiten der Falter S. 258; a) Kiefernspanner S. 258; b) Forleule 259; c) Kiefernschwärmer S. 261. — III. Kausalanalytische Diskussion S. 261. — A. Ursachen der Populationsbewegungen S. 261. — 1. Wetter S. 261; a) Populationsdichte S. 261; b) Fruchtbarkeit S. 264; c) Sterblichkeit S. 266; d) Überliegen der Schwärmerpuppen S. 269. — 2. Biozönose S. 269. — 3. Innere Faktoren S. 271. — B. Analyse der Bevölkerungsbewegungen S. 271; a) Kiefernspanner S. 271; b) Forleule S. 274; c) Kiefernschwärmer S. 276; d) Erörterung der Ergebnisse S. 276. — IV. Zusammenfassung und Folgerungen S. 277. — Literaturverzeichnis S. 281.

I. Zweck und Ausführung der Untersuchungen

Untersuchungen über den Massenwechsel von Forstschädlingen, gleichgültig, ob es sich um historisch-statistische Bearbeitungen von Gradationen oder Populationszahlen, um physiologisch-ökologische Laboratoriumsexperimente oder um Populationsanalysen im Freiland handelte, sind bisher fast ausschließlich im Lauf und besonders auf dem Höhepunkt oder dem absteigenden Ast von Massenvermehrungen ausgeführt worden. Während zahlreiche Untersuchungsergebnisse aus diesen Stadien des Massenwechsels vorliegen, die gute Einblicke in das populationsdynamische Geschehen bei einer Übervermehrung liefern, fehlen entsprechende Untersuchungen „zwischen den Gradationen", während der „Latenz" (24) fast ganz. Friederichs (9) hat 1932 Angaben über Eier und Puppen des Kiefernspanners und ihre Parasitierung nach einer Gradation gemacht, die 1941 durch Mitteilungen über Eiparasitierung bei der gleichen Art für einige weitere Latenzjahre ergänzt wurden (11). Schwerdtfeger veröffentlichte 1933 (24), 1935 (25) und 1941 (28) Populationskurven einiger Forstschädlinge, die auch über die Bevölkerungszahlen während der Latenz Auskunft geben. Damit ist, soweit

[1]) Voûte (38) ist der Ansicht, daß der von ihm geprägte Begriff der „natural density" etwas anderes bedeutet als der in meinen früheren Veröffentlichungen benutzte Begriff „eiserner Bestand". Voûte definiert: „the natural density, i. e. the density where the species is not noxious and in, be it labile, equilibrium with the surroundings" (38, 438).

ich sehe, die Liste der Untersuchungen über den „eisernen Bestand"[1]), über Insektenpopulationen, die sich nicht im Zustand der Übervermehrung befinden, bereits zu Ende, zumindest soweit es die Forstentomologie betrifft.

Der Mangel an derartigen Untersuchungen ist keineswegs darauf zurückzuführen, daß sie als unwesentlich erachtet werden; im Gegenteil wird ihnen von den Autoren eine große, ja für die kausale Erfassung des Massenwechselproblems ausschlaggebende Bedeutung zugemessen. Sie scheitern jedoch im allgemeinen an der geringen Zahl der in einem begrenzten Raum vorhandenen Tiere, welche für die mit Kollektiven arbeitenden Experimente kein ausreichendes Versuchsmaterial, für Populationsanalysen im Biotop keine sicheren Beobachtungsmöglichkeiten zu liefern vermag.

Im Rahmen der von mir durchgeführten Studien über den Massenwechsel von Forstschädlingen (vergl. 25 I—III) wurde versucht, einen Beitrag zur Ausfüllung dieser als sehr schmerzlich empfundenen Lücke in unserem gradologischen Wissen zu liefern. Die Untersuchungen begannen im Dezember 1934 und endeten zwangsläufig im Frühjahr 1945.

Während dieses Zeitraums wurden regelmäßig von den Forstämtern Grimnitz, Reiersdorf, Pechteich, Groß-Schönebeck und Zehdenick die bei den jährlichen Probesuchen anfallenden Kieferninsekten zur Verfügung gestellt. Die genannten Forstämter bilden mit einer Fläche von rund 40 000 ha die Schorfheide, ein zusammenhängendes, etwa 50 km nördlich von Berlin liegendes, vorwiegend mit Kiefern bestocktes Waldgebiet, das wiederholt Massenvermehrungen von Schadinsekten erlebte.

Die von den Forstämtern zur laufenden Überwachung des Schädlingsauftretens alljährlich im Dezember ausgeführten Probesuchen nach Kieferninsekten, welche im Boden der Kiefernbestände überwintern, vermögen ein für Massenwechseluntersuchungen recht brauchbares Material zu liefern, weil die Suchen nach den gegebenen Anordnungen stets in den gleichen Beständen, nach gleicher Methode und von erfahrenen Beamten und Arbeitern vorgenommen werden (27); das Material ist also von gleicher Herkunft und stets in derselben Weise gewonnen; es hat außerdem den Vorteil, daß es der Forschung kostenlos übergeben werden kann. Da zwischen den Gradationen am einzelnen Ort nur wenig Tiere gefunden werden, deren Zahl für eine statistische Bearbeitung nicht ausreicht, mußten die aus den verschiedenen Beständen der Forstämter stammenden Tiere zu einem Kollektiv zusammengefaßt werden. Das benutzte Material ist also insofern nicht einheitlich, als es nicht aus dem Einzelbiotop eines bestimmten Kiefernbestandes stammt; man kann es als brauchbar für vergleichende Untersuchungen betrachten, wenn man von der Schorfheide als Gesamtbiotop ausgeht und die gesammelten Tiere als jeweils an zahlreichen und immer wieder gleichen Orten entnommene Stichproben aus der Gesamtbevölkerung ansieht.

Die Belagsziffern und Vermehrungskoeffizienten für die bei den Probesuchen im wesentlichen berücksichtigten und in den Puppenbüchern kontrollierten Arten Kiefernspanner, Forleule und Kiefernspinner sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Der Kiefernschwärmer wird von den Puppenbüchern nicht erfaßt und ist deshalb in den Zahlen der Tabelle nicht enthalten.

Die mit dem ersten Untersuchungsjahr 1935 beginnenden Reihen brechen vorzeitig 1943 ab; für die beiden letzten Untersuchungsjahre sind die Probesuchergebnisse abhanden gekommen. Die Zahl der Probebestände, in denen die Suchen veranstaltet wurden, ist in den einzelnen Jahren nicht gleich, da zuweilen einzelne Bestände ausgelassen oder andere hinzugenommen wurden. Die durchsuchte Fläche je Bestand betrug jährlich im Durchschnitt 15 qm, für die Gesamtheit der bearbeiteten Bestände also 1995 bis 3030, im Mittel rund 2500 qm je Jahr.

---

[1]) Ich sagte 1933: „Der Normalbestand (oder der „eiserne Bestand") ist die Bevölkerungsdichte einer Tierspezies zu einer Zeit, in der sie sich im organischen Gleichgewicht befindet (24, 34); und 1944: man versteht unter Normalbestand oder eisernem Bestand „eine unmerklich kleine, das Bestandesleben nicht beeinflussende und daher wirtschaftlich belanglose Individuenzahl. Sie ist gegeben, wenn sich die Biozönose, wenigstens in bezug auf diese Spezies, im Gleichgewicht befindet" (29, 268). Ich sehe keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen den Definitionen von Voûte und mir.

Tabelle 1
Ergebnis der Probesuchen in der Schorfheide[1])

Jahr	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943
Zahl der Probebestände	133	160	160	202	177	180	171	170	166
Populationsdichte (Stück je Ar)									
Kiefernspanner . . .	3,8	12,0	20,8	6,0	2,4	8,7	57,2	11,0	7,3
Forleule	0,4	1,7	9,0	5,7	0,9	3,2	8,0	1,0	0,7
Kiefernspinner . . .	0,6	0,9	2,2	0,8	0,2	0,3	0,9	0,2	0,3
Vermehrungskoeffizient									
Kiefernspanner . . .		3,2	1,7	0,3	0,4	3,6	6,6	0,2	0,7
Forleule		4,3	5,3	0,6	0,2	3,6	2,5	0,1	0,7
Kiefernspinner . . .		1,5	2,4	0,4	0,3	1,5	3,0	0,2	1,5

[1]) Die Probesuchen fallen in die Jahreswende, beispielsweise 1934/35; da sie regelmäßig im Dezember ausgeführt werden sollen, werden sie in den Forstamtsakten unter dem Jahr, dem der Dezember angehört, vermerkt, im Beispiel 1934/35 also unter dem Jahr 1934. Da alle meine Untersuchungen an dem um die Jahreswende gesammelten Material in das neue Jahr fielen, habe ich, abweichend vom Forstamtsbrauch, die Zahl des neuen Jahres eingesetzt, im Beispiel 1934/35 also 1935. Die unter 1935 notierten Puppen haben sich 1934 verpuppt und entlassen im Frühjahr 1935 die Falter.

Die Populationsdichten der drei erfaßten Arten schwanken, wie auch das obere Teilbild von Abbildung 1 zeigt, erheblich. Am gleichmäßigsten verläuft die Bevölkerungskurve des Kiefernspinners, die maximal 2,2 Raupen je Ar erreicht und damit zweifellos innerhalb der Grenzen des eisernen Bestandes bleibt; seine obere Grenze war seinerzeit (25) von mir — naturgemäß willkürlich — bei etwa 5 Raupen je Ar gezogen worden. Forleule und Kiefernspanner heben ihre Populationsdichte zweimal, 1937 und 1941, über diese Grenze, welche bei 5 bzw. 10 Puppen je Ar angenommen wurde (25), hinaus. Da eine klare Begrenzung des Normalbestandes nicht möglich ist, bleibt es Geschmackssache, ob man die Kulminationen der Eulenkurve und auch die erste Kulmination der Spannerkurve als kleine Gradationen oder als Populationsschwankungen innerhalb der Latenz ansehen will. Bei der zweiten Spannerkulmination dürfte allerdings eine echte, wenn auch schwache Gradation vorliegen. In keinem Fall sind in den Jahren auch höchster Populationsdichte merkliche Fraßschäden eingetreten; dies ist auch nicht zu erwarten, da die Eule mit maximal 9,0 und der Spanner mit maximal 57,2 Puppen je Ar weit hinter den kritischen Zahlen 100 bzw. 600 Puppen je Ar (27) zurückblieben; wenn bei diesen Zahlen mit Kahlfraß gerechnet wird, so haben die 1937 von der Eule und 1941 vom Spanner erreichten maximalen Bevölkerungszahlen einen Nadelverlust von rund 10% gebracht, der nicht auffiel.

Bemerkenswert ist, daß die Populationskurven der drei Arten, wie besonders deutlich Abbildung 1 und die in Tabelle 1 angegebenen Vermehrungskoeffizienten zeigen, durchaus gleichsinnig verlaufen: in den gleichen Jahren steigen und fallen sie.

Der Verdacht liegt nahe, daß diese auffallende Gleichsinnigkeit nicht real, sondern durch methodische Fehler bedingt ist, daß zufällig in manchen Jahren Bestandesteile mit besonders starkem oder besonders schwachem Besatz durchsucht wurden. Das Vorliegen eines solchen Zufalls ist angesichts des einheitlichen Vorgehens in allen Jahren und der großen Zahl der Probebestände unwahrscheinlich. Immerhin mußte diesem möglichen Einwand, der die Beweiskraft aller nachfolgenden Untersuchungen in Frage stellen kann, nachgegangen werden. Zu diesem Zweck wurden die Ergebnisse der Probesuchen von je

drei Forstämtern zusammengestellt, welche der Schorfheide im Osten (Grumsin, Chorin, Freienwalde), im Norden (Altpacht, Neuthymen, Himmelpfort), im Westen (Altruppin, Neuruppin, Neuglienicke) und im Süden (Eberswalde, Finowtal, Liebenwalde) benachbart liegen. Wie Abbildung 2 nachweist, zeigen die Populationskurven von Kiefernspanner und Forleule in den vier Forstamtsgruppen eine geradezu verblüffende Übereinstimmung

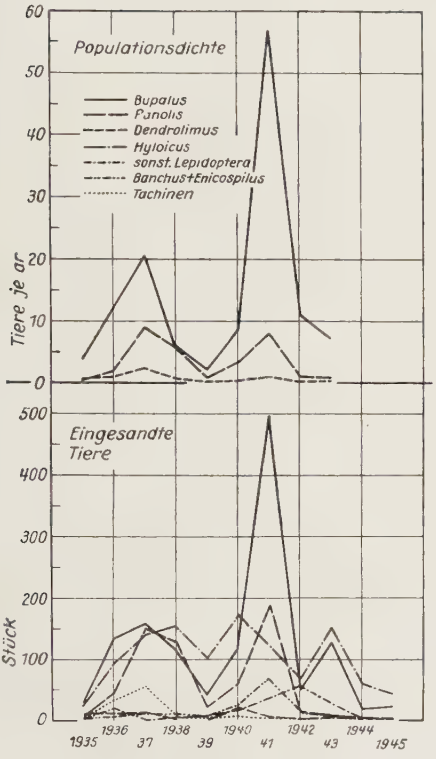


Abb. 1. Populationsdichte (Ergebnis der Probesuchen) und Zahl der eingesandten Tiere. Schorfheide 1935—1945

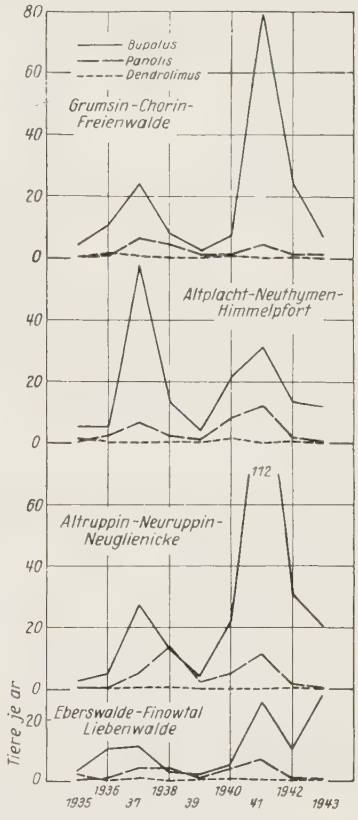


Abb. 2. Populationsdichten von Kiefernspanner, Forleule und Kiefernspinner in Nachbarforstämtern der Schorfheide. 1935—1943

im Verlauf untereinander und mit den Kurven der Schorfheide (Abb. 1). In allen Fällen — mit einer einzigen Ausnahme — fallen die Bevölkerungsmaxima der beiden Arten auf die Jahre 1937 und 1941, das Minimum auf das Jahr 1939. Die Ausnahme bildet die Forleule in Altruppin-Neuruppin-Neuglienicke, deren erstes Maximum auf das Jahr 1938 verschoben ist. Außerdem zeigt im Gegensatz zu den anderen Kurven der Spanner in Eberswalde-Finowtal-Liebenwalde einen steilen Anstieg von 1942 zu 1943. Abgesehen von diesen Ausnahmen sind die Tendenzen der Kurven überall so gleichartig, daß auch die Populationskurven der Schorfheide, zumindest hinsichtlich ihrer Tendenzen, als real und nicht von methodischen Fehlern bestimmt angesehen werden dürfen. Der Kiefernspinner ist in den Forstämtern in so geringer Zahl gefunden worden, daß sich keine klaren Tendenzen des Populationsverlaufs erkennen lassen; da der Spinner nicht zu den Hauptobjekten der vorliegenden Untersuchung gehört, ist dies für unseren Zweck belanglos.

Eine wirklich große Gradation, welche die Verhältnisse beim Übergang vom eisernen Bestand zur Übervermehrung hätte erkennen lassen, ist im Beobachtungszeitraum leider nicht aufgetreten; doch muß schon als erfreuliche Tatsache gebucht werden, daß nennenswerte Populationsschwankungen,

wenn auch innerhalb bescheidener Grenzen, vorkamen; sie lassen eher Einblicke in das kausale Geschehen erwarten, als wenn die Populationsdichten gleichförmig geblieben wären.

Alle bei den Probesuchen gefundenen Insekten, nicht nur die in den Puppenbüchern kontrollierten und bisher allein genannten Arten, wurden von den Revierförstern in Papp- oder Holzschachteln zwischen angefeuchtetem Moos verpackt auf schnellstem Wege an mein Institut nach Werbellinsee, später nach Eberswalde geschickt. Die Zahlen der jährlich gesammelten und in Untersuchung genommenen Puppen usw. sind in Tabelle 2 und im unteren Teilbild der Abbildung 1 dargestellt:

Tabelle 2
Eingesandte und in Untersuchung genommene Puppen usw.

Jahr	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945
Kiefernspanner ..	28	139	160	117	42	118	500	50	127	19	21
Forleule	8	45	150	128	22	61	189	15	9	2	2
Kiefernspinner ..	14	13	15	0	0	20	5	1	4	3	0
Kiefernschwärmer .	23	92	141	154	104	172	122	70	150	60	44
sonstige Lepidopteren ..	1	18	1	2	9	19	37	57	30	3	2
Banchus femoralis und *Enicospilus ramidulus*	2	6	11	11	9	24	66	11	6	0	0
Tachinen	1	34	56	2	2	5	4	2	5	0	0

Da die beim Sammeln beschädigten Tiere nicht eingeschickt wurden, zuweilen auch die Einsendung aus irgendwelchen Gründen unterblieb, stimmen die in Tabelle 2 genannten Zahlen nicht mit den Mengen überein, die sich aus den Populationsdichten der Tabelle 1 und der Größe der abgesuchten Flächen errechnen lassen. Die Kurven für Kiefernspanner und Forleule in den beiden Teilbildern der Abbildung 1 verlaufen aber durchaus gleichsinnig, so daß die eingesandten Tiermengen wohl als ein repräsentativer Ausschnitt aus der Gesamtpopulation betrachtet werden dürfen. Für den in geringer Zahl gefundenen Kiefernspinner trifft dies nicht zu; wegen der kleinen angefallenen Mengen und auch aus methodischen Gründen ist der Spinner nur am Rande in die Untersuchungen einbezogen worden. Dagegen wurde der zahlreich vertretene Kierfernschwärmer in der gleichen Weise wie Forleule und Kiefernspanner behandelt, auch wenn er nicht zu den ausgesprochenen Forstschädlingen gehört.

Die eingesandten Puppen, Kokons und Tönnchen wurden im Institut in Zinkblechwannen von etwa 35×50 cm Grundfläche und 5 cm Höhe getan, die mit angefeuchtetem Sand gefüllt waren; in die Oberfläche des Sandes wurden mit entsprechenden Hölzern kleine, der Puppengröße angepaßte Gruben gedrückt, in welche die Tiere gelegt wurden. Die Wannen wurden mit Drahtgitter-Rahmen bedeckt, auf denen sich mehrere Lagen stets feucht gehaltenen Filterpapiers befanden. So lagen die Puppen auf feuchter Erde dicht unterhalb des angefeuchteten Filterpapiers in einer Luftfeuchtigkeit von rund 100%, wie es den Verhältnissen des Biotops entspricht; durch Wegnehmen des Drahtgitter-Rahmens konnten sie laufend überwacht und jederzeit eingegangene oder geschlüpfte Tiere entfernt werden. Die Zinkwannen wurden in Insektenzuchtkästen von entsprechender Grundfläche und einer Höhe von etwa 40 cm und diese wieder je nach Außentemperatur in das ungeheizte Insektarium oder in eine ebenfalls ungeheizte, aber wärmere Garage gestellt; es wurde darauf geachtet, daß die Umgebungstemperatur nicht unter —10° C absank. Die auf diese Weise durchgeführte Überwinterung der Tiere gelang regelmäßig ohne wesentliche Ausfälle. Nur einmal, im Winter 1939/40, brachte ein überraschend eingetretener Frost von —24° C sämtliche Tiere zum Absterben; es wurden daraufhin im März 1940 nochmals Probesuchen durchgeführt, durch welche das verlorengegangene Untersuchungsmaterial ersetzt wurde.

Wenn alle Sendungen eingelaufen waren, wurden die Gruben, in denen die Tiere lagen, und damit auch die Tiere numeriert. Bei den Puppen wurde das Geschlecht ermittelt, es wurde vermerkt, ob sie normal und gesund oder irgendwie krank, parasitiert oder dergleichen aussahen; schließlich wurde jedes Stück gewogen.

Da sich die Probesuchen und damit die Einsendungen, etwa infolge vorzeitigen Schneefalls oder aus anderen Ursachen, gelegentlich verzögerten und mit der Bearbeitung des Materials stets gewartet wurde, bis sämtliche Sendungen eingelaufen waren, wurden die Geschlechtsermittlungen und Wägungen nicht in allen Jahren zur gleichen Zeit durchgeführt. Meist erfolgten sie Mitte Januar, zuweilen aber auch im Februar oder erst Anfang März. Für die Bestimmung des Geschlechts ist das belanglos; es ist aber denkbar, daß das Gewicht der Tiere in den Wintermonaten eine Änderung erfährt und infolgedessen die in den einzelnen Jahren zu verschiedenen Zeiten gewonnenen Werte nicht miteinander vergleichbar sind. Zwar hatte schon Stahl festgestellt, daß Spannerpuppen von Januar bis Mai nur unwesentlich an Gewicht abnahmen, doch schien eine nochmalige Nachprüfung wünschenswert. Deshalb wurde 1939 die am 6. 2. ausgeführte Wägung am 3. 3. wiederholt; Ergebnis:

Tabelle 3

Mittlere Puppengewichte im Februar und März 1939

	Kiefernspanner		Forleule		Kiefernschwärmer	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Zahl der Puppen	22	16	11	10	57	40
Gewicht am 6. 2. (mg)	105	143	273	287	1942	2079
Gewicht am 3. 3. (mg)	108	146	273	289	1945	2084

Die Durchschnittsgewichte sind gleich geblieben. Die in den einzelnen Jahren in der Zeitspanne von Mitte Januar bis Anfang März ermittelten Gewichte sind also miteinander vergleichbar.

Mit dem Aufhören starker Frostgefahr, meist Anfang März, kamen die Zuchtkäfige mit den Zinkwannen in den „Versuchswald", ein zum Institutsgelände gehörendes Kiefernaltholz. Sie wurden auf einem mit Glasdach versehenen Gestell untergebracht, welches Regen abhielt, der Sonne und von den Seiten her allen Luftbewegungen aber Zutritt ließ; direkte Sonnenbestrahlung der Tiere war durch die Bedeckung der Wannen mit den mit Papier ausgelegten Drahtgeflechtrahmen vermieden; außerdem stand das Gestell unter einem dichten Kronendach. Das Klima, dem das Tiermaterial ausgesetzt war, entsprach also dem des natürlichen Biotops; allerdings dürfte die Temperatur der Erdschichten, in denen die Puppen lagen, ungefähr derjenigen der umgebenden Luft geglichen und damit höher gelegen haben, als sie normalerweise im Frühjahr in der Streu oder der obersten Bodenschicht eines Kiefernbestandes ist.

In Abständen von wenigen Tagen wurden die Kästen kontrolliert. Erkrankte und abgestorbene Puppen wurden entfernt. Geschlüpfte Parasiten und nicht gleich zu bestimmende Falter wurden abgetötet und zwecks späterer Determination genadelt. Geschlüpfte Forleulen und Kiefernspanner wurden, Männchen und Weibchen zusammen, in Zuchtkäfige mit Kiefernzweigen gesetzt und mit Zuckerlösung in Wattebäuschen gefüttert; es wurden ermittelt ihre Lebensdauer, die Zahl der abgelegten und nach dem Tode der Weibchen die Zahl der im Ovar zurückgebliebenen Eier. Mit der Feststellung der Eiproduktion wurde die Beobachtung beendet, da eine weitere Aufzucht der Eier und Räupchen keinen Einblick mehr in die natürliche Entwicklung der Populationen gegeben hätte.

Die gewonnenen Zahlen wurden, soweit es notwendig oder möglich war, statistisch auf ihre Zuverlässigkeit geprüft; als Unterlage diente hierbei das Buch von Weber.

Die Untersuchungen sind nicht unbeeinflußt geblieben von unglücklichen Zufällen und vom Zeitgeschehen. Auf den starken Kälteeinbruch, der im Winter 1939/40 das bereits vorhandene Material vernichtete und ein neues Sammeln erforderlich machte, wurde bereits hingewiesen. Am 29. 5. 1942 riß ein Sturm das im Versuchswald stehende Regal mit den Zuchtkäfigen um, so daß die numerierten Puppen durcheinander gewürfelt und zum Teil auf dem Waldboden ausgestreut wurden; die Weiterbeobachtung der Tiere war nur mehr in beschränktem Umfang möglich. Die Kriegsereignisse in Eberswalde führten zu einem vorzeitigen Abbruch der Untersuchungen. Einige Protokolle und sämtliche Sammelkästen mit Parasiten und Faltern gingen verloren; eine nachträgliche Determination war nicht mehr möglich. Ein Teil der Parasiten wurde schon während der Untersuchungen bestimmt; doch sind die Angaben für sie und namentlich für die im Verein mit den Großschädlingen aufgetretenen Lepidopteren unvollständig. Immerhin empfinde ich es als großes Glück, daß wenigstens der größere Teil der Protokolle erhalten blieb; sie erlauben eine, wenn auch lückenhafte Auswertung der langjährigen und mühsamen Arbeit.

Dankbar gedenke ich der beiden Mitarbeiter, welche die Hauptlast der Arbeit getragen haben: meines in Stalingrad gebliebenen Laboranten H. WEIBOLD und meiner 1945 in Eberswalde gestorbenen technischen Assistentin I. PACZYNSKI. Zu danken habe ich für Bestimmung der Schlupfwespen meinem Mitarbeiter Dr. W. THALENHORST, für Bestimmung der Tachinen meinem früheren Mitarbeiter D. JACENTKOWSKIJ und Herrn Dr. E. O. ENGEL. Herrn R. BUSCHNER danke ich für Beratung in mathematischer Hinsicht, meinem früheren Mitarbeiter Dr. E. MÜLLER-KÖGLER für Auskünfte über Mykosen. Meinem Mitarbeiter K. H. DIEKERT bin ich für Hilfeleistung bei der Durchrechnung der Protokolle, meiner Mitarbeiterin I. KOCH für die Ausführung der Zeichnungen und Schreibarbeiten zu Dank verpflichtet.

II. Untersuchungsergebnisse

A. Fruchtbarkeit und Sterblichkeit der Population

1. Weibchenanteil

a) Kiefernspanner

Tabelle 4 gibt einen Überblick über die Geschlechterverteilung bei den in den einzelnen Jahren eingesandten Spannerpuppen:

Tabelle 4
Geschlechterverteilung bei den Puppen des Kiefernspanners, Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
1935	11	17	28	61	7	19	28
1936	68	71	139	51	3	9	13
1937	87	73	160	46	8	8	12
1938	41	76	117	65	11	9	14
1939	25	17	42	40	14	15	23
1940	44	74	118	63	9	9	14
1941	225	275	500	55	1	5	7
1942	35	15	50	30	24	14	21
1943	51	76	127	60	6	9	13
1944	9	10	19	53	1	23	34
1945	10	11	21	52	2	21	32
Summe	607	714	1321	54			

Die Weibchenanteile schwanken erheblich: zwischen 30 und 65 %. Im Gesamtdurchschnitt aller Jahre errechnet sich ein Weibchenanteil von 54 %.

Zur Feststellung, wie weit die beobachteten Schwankungen statistisch gesichert sind, wurde der durchschnittliche, auf der Durchsicht von 1321 Puppen basierende Weibchenanteil von 54 % als Grundwahrscheinlichkeit oder Erwartungswert angenommen. In der drittletzten Spalte wurden unter D die Abweichungen des in dem betreffenden Jahr ermittelten Weibchenanteils, des Beobachtungswertes, von dieser Grundwahrscheinlichkeit aufgezeichnet. In den beiden letzten Spalten wurden der doppelte und der dreifache Wert der mittleren Abweichung σ vermerkt, die nach der allgemeinen Formel $\sigma = \sqrt{\frac{pq}{n}}$ berechnet wurde. Ist $D > 3\,\sigma$, so ist der Unterschied zwischen Beobachtungs- und Erwartungswert gesichert, d. h. der in dem betreffenden Jahr beobachtete Weibchenanteil weicht mit Sicherheit vom Mittelwert ab. Ist $D < 3\,\sigma$ aber $> 2\,\sigma$, so ist es wahrscheinlich, aber nicht sicher, daß der gefundene Wert vom Mittelwert differiert. Ist $D =$ oder $< 2\,\sigma$, so liegt der Beobachtungswert im Bereich der Variabilität des Erwartungswertes (39, 126—127).

Mit zwei Ausnahmen reihen sich die Weibchenanteile in den Variationsbereich des Mittelwertes ein. Die eine Ausnahme, 30% im Jahre 1942, ist gesichert, die andere, 65% im Jahre 1938, ist wahrscheinlich. Beide Ausnahmen liegen auf einem steil abfallenden Ast der Populationskurve; sie sind nicht gleichsinnig: 1942 war der Weibchenanteil besonders klein, 1938 dagegen besonders hoch.

Die Notwendigkeit, die statistische Sicherheit derart gewonnener Zahlen nachzuweisen, erhellt aus folgendem Beispiel: Wie oben erwähnt, gingen die im Winter 1939/40

gesammelten Puppen infolge Frostes sämtlich zugrunde; es wurden im März 1940 neue Puppen gesucht, deren Weibchenanteil (bei 118 Stück) 63% betrug (Tabelle 4). Die vorher am gleichen Ort gesammelten, eingegangenen Puppen wurden noch auf das Geschlecht untersucht: es fand sich bei 247 Stück ein Weibchenanteil von 47%. Die an Puppenmaterial vom gleichen Ort ermittelten Weibchenprozente waren also sehr unterschiedlich; die statistische Berechnung zeigte, daß die Differenz nicht gesichert ist. Die Eulen- und Schwärmerpuppen ergaben bei den gleichen Untersuchungen ziemlich ähnliche Weibchenanteile: 65 und 62% bzw. 43 und 46%.

Es besteht die Möglichkeit, die vorgeführten Werte, welche zu Zeiten geringer Populationsschwankungen gewonnen wurden, zu vergleichen mit entsprechenden Zahlen aus einer ausgesprochenen Gradation, der Spannervermehrung 1936—1938 in der Letzlinger Heide. In meinem Aktenmaterial fand sich das Ergebnis von Untersuchungen an 140 Spannerpuppen, die im April 1936 an den verschiedensten Orten der Letzlinger Heide gesammelt waren; Engel veröffentlichte Angaben aus einem reinen Kiefernbestand in Colbitz, einem der fünf Forstämter der Letzlinger Heide, aus dem Frühjahr 1937 und 1938, und Subklew solche von vier Probeflächen des Forstamtes Letzlingen aus dem Frühjahr 1938. Faßt man diese Angaben zusammen, so ergibt sich folgendes:

Tabelle 5

Weibchenanteil (nach untersuchten Puppen) während der Spannergradation 1936—1938 in der Letzlinger Heide

Frühjahr	1936	1937	1938	1939
Populationsdichte im FA. Letzlingen[1]) (Puppen je Ar)	39	635	142	12
Zahl der untersuchten Puppen	140	>1000	>1000	
Weibchenanteil, %	64[2])	55[3])	48[3]) 55[4])	

[1]) nach Schwerdtfeger (28). [2]) Aktenmaterial. [3]) nach Engel. [4]) nach Subklew.

Sieht man den zweimal vorkommenden, auf jeweils mehr als 1000 Puppen basierenden Anteil 55% als Erwartungswert an, so besitzen der Weibchenanteil 48% in 1938 eine gesicherte, der Weibchenanteil 64% in 1936 eine wahrscheinliche Differenz. Unmittelbar miteinander vergleichbar sind nur die beiden von Engel am gleichen Ort gefundenen Werte: sie zeigen eine Abnahme des Weibchenanteils auf dem absteigenden Ast der Populationskurve. Auf dem scharf aufsteigenden Ast ergab sich 1936 im Gesamtdurchschnitt der Letzlinger Heide ein besonders hoher Weibchenanteil. Man könnte also geneigt sein, einen klaren Zusammenhang zwischen Populationsverlauf und Weibchenanteil während einer Gradation anzunehmen. Doch läßt Tabelle 5 eine derartige Ableitung nicht zu, da die Angaben zwar aus dem gleichen Befallsgebiet, aber von verschiedenen Orten stammen. Auch der von Subklew während der Retrogradation ermittelte Weibchenanteil von 55% muß in dieser Hinsicht bedenklich stimmen.

Drei weitere Beispiele können zur Ergänzung dienen: Während einer Spannergradation im Forstamt Gartow (Kreis Dannenberg) wurde im Frühjahr 1947 bei einer durchschnittlichen Populationsdichte von 244 Puppen je Ar an 380 Puppen ein Weibchenanteil von 51% festgestellt. Im gleichen Frühjahr betrug der an 93 Puppen ermittelte Weibchenanteil im Forstamt Knesebeck (Kreis Gifhorn) bei einer Populationsdichte von 26 Puppen je Ar 56%. Im Frühjahr 1951 war während einer Massenvermehrung in Gudow (Kreis Herzogtum Lauenburg) der an 103 Puppen festgestellte Weibchenanteil 51%.

Überblickt man alle vorgeführten Zahlenwerte, so ergibt sich für die überwinternden Puppen des Kiefernspanners ein im allgemeinen recht beständiges Geschlechterverhältnis, das bei einem Sexualindex von etwa 0,54 ein leichtes Überwiegen der Weibchen zeigt. Gelegentlich kamen Abweichungen, verringerte oder erhöhte Weibchenanteile, vor. Unter 18 Einzelangaben für den Weibchenanteil fanden sich zweimal niedrigere Werte (30% Schorfheide 1942 und 48% Colbitz 1938), die gesichert waren, und zweimal höhere Werte (65% Schorfheide 1938 und 64% Letzlinger Heide 1936), deren Differenzen vom Erwartungswert wahrscheinlich sind, also insgesamt vier

sichere oder wahrscheinliche Abweichungen. In drei Fällen lagen die Abweichungen (zwei niedrigere, eine höhere) auf steil abfallenden Ästen der Populationskurve, ein besonders hoher Wert wurde bei einem scharfen Anstieg der Populationsdichte gefunden. Die Abweichungen vom üblichen Geschlechterverhältnis fielen also zusammen mit starken Änderungen der Populationsdichte. Daß sie, zumindest gelegentlich, in einem kausalen Zusammenhang mit der Populationsbewegung stehen, ist anzunehmen. Es ist aber verfrüht, engere Beziehungen oder gar gesetzmäßige Zusammenhänge ableiten zu wollen.

Die bisherigen Erörterungen bezogen sich auf das an den Puppen festgestellte Geschlechterverhältnis. Im Schrifttum, namentlich im älteren, gibt es eine Reihe von Mitteilungen über die Geschlechterverteilung, die zum Teil auf Beobachtung der schwärmenden Falter zurückgehen und wertlos sind, weil das aktivere Männchen einen höheren Männchenanteil vortäuscht; zum Teil aber beruhen sie auf Schlüpfversuchen mit eingezwingerten oder sonstwie erfaßten Puppen. Diese von SCHWERDTFEGER (22) und SUBKLEW zusammengestellten Angaben nennen in der Mehrzahl recht niedrige Weibchenanteile, die bis auf 9% (bei 200 geschlüpften Faltern) zurückgehen. Es fragt sich, ob nicht durch unterschiedliche Sterblichkeit der Geschlechter im Puppenstadium eine Veränderung des Weibchenanteils eintritt. Der Frage konnte nachgegangen werden in den Fällen, in denen aus dem untersuchten Puppenmaterial der Schorfheide größere Faltermengen geschlüpft waren:

Tabelle 6
Geschlechterverhältnis der geschlüpften Spannerfalter. Schorfheide 1935 bis 1945

Jahr	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	Weibchenanteil im Puppenstadium %
1935	11	17	28	61	61
1936	29	28	57	49	51
1937	25	27	52	52	46
1940	36	40	76	53	63
1941	44	55	99	55	55
1943	11	17	28	61	60
Summe	165	188	353	53	54

Die Weibchenanteile vor und nach dem Schlüpfen der Falter entsprechen einander durchaus; selbst die größte gefundene Differenz von 10% im Jahre 1940 liegt innerhalb der Variabilität des Erwartungswertes. Es fehlen allerdings in dieser Aufstellung die Jahre 1938 und 1942, in denen im Puppenmaterial die stärkeren Abweichungen des Weibchenprozentes auftraten; 1938 schlüpften nur insgesamt 3 Falter, 1942 wurde die Beobachtung des Schlüpfens infolge der Zerstörung der Versuchsanlage durch Sturm vereitelt. Summiert man sämtliche Befunde der Einzeljahre, so ergibt sich im Gesamtdurchschnitt ein Weibchenanteil im Falterstadium von 53% gegenüber 54% im Puppenstadium[3]).

Noch auf einem anderen Wege wurde versucht, die Möglichkeiten der Abänderung des Weibchenanteils nachzuprüfen: im Durchschnitt des gesamten Materials aller Jahre wurde das Geschlechterverhältnis der Puppen

[3]) Die Summen sind größer als die addierten Einzelzahlen der Tabelle, weil sie auch die (allerdings geringen) Werte für die in der Tabelle nicht genannten Jahre enthalten. Dies gilt auch für die entsprechenden späteren Zahlenübersichten.

ermittelt, die sich bei der Aufzucht als gesund, als parasitiert und als krank (siehe unten S. 241 ff.) erwiesen hatten:

Bei gesunden und kranken Puppen zeigt das Geschlechterverhältnis keinen Unterschied. Dagegen ist der Weibchenanteil bei parasitierten Puppen niedriger als bei gesunden; die Differenz ist nicht gesichert, aber wahrscheinlich. Die Parasiten scheinen also durchschnittlich mehr Männchen als Weibchen vernichtet zu haben.

Tabelle 7
Geschlechterverhältnis gesunder, parasitierter und kranker Spannerpuppen. Schorfheide, Durchschnitt 1935—1945

	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
gesund . .	166	188	354	53			
parasitiert	52	38	90	42	11	10	15
krank . .	354	445	799	56	3	4	6

Faßt man die von Subklew in seinen Tabellen 22—26 gegebenen Zahlenwerte unter entsprechenden Gesichtspunkten zusammen, so ergibt sich:

Die auf dem absteigenden Ast einer Gradation gewonnenen Zahlenwerte der Tabelle 8 bestätigen durchaus das Ergebnis, welches das aus dem eisernen Bestand stammende Material der Schorfheide lieferte: die parasitierten Puppen hatten einen geringeren Weibchenanteil als die gesunden; die Differenz ist statistisch gesichert. Die ähnliche Abweichung im Geschlechterverhältnis der kranken Puppen liegt im Variationsbereich.

Tabelle 8
Geschlechterverhältnis gesunder, parasitierter und kranker Spannerpuppen. Letzlingen 1938 (nach Subklew)

	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
gesund . .	171	253	424	60			
parasitiert	220	233	453	52	8	5	7
krank . .	69	75	144	52	8	8	12

Zu einer weiteren Bestätigung kommt man, wenn man die von Engel auf S. 150 gegebenen Zahlen für den reinen Kiefernbestand entsprechend verarbeitet und dabei 1000 Puppen als Ausgangszahl nimmt (Engel gibt „über 1000 Puppen" als Basis an):

In beiden Jahren liegen die Weibchenanteile bei den parasitierten Puppen erheblich niedriger als bei den gesunden; die Differenzen sind gesichert. Die Abweichungen im Geschlechterverhältnis der kranken Puppen sind 1937 gesichert, 1938 liegen sie im Variationsbereich des Erwartungswertes.

Tabelle 9
Geschlechterverhältnis gesunder, parasitierter und kranker Spannerpuppen. Colbitz 1937 und 1938 (nach Engel)

		Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
1937:	gesund . .	303	441	744	59			
	parasitiert	53	39	92	42	17	10	15
	krank . .	89	75	164	46	13	8	11
1938:	gesund . .	369	355	724	49			
	parasitiert	78	38	116	33	16	9	14
	krank . .	73	87	160	54	5	8	12

Es wurde also übereinstimmend im eisernen Bestand der Schorfheide im Durchschnitt von 11 Beobachtungsjahren wie auch bei einer Gradation in der Letzlinger Heide an zwei Orten und in zwei Jahren festgestellt, daß der Weibchenanteil parasitierter Puppen des Kiefernspanners kleiner war als der von gesunden, mit anderen Worten: daß den Parasiten vorzugsweise Männchen zum Opfer gefallen sind.

b) Forleule

Die Geschlechterverteilung bei den in der Schorfheide gefundenen Puppen der Forleule ist in Tabelle 10 dargestellt:

Tabelle 10
Geschlechterverteilung bei den Puppen der Forleule. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♂♂	♁♁	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
1935	3	5	8	62			
1936	27	18	45	40	11	20	29
1937	77	73	150	49			
1938	65	63	128	49			
1939	12	10	22	45			
1940	23	38	61	62	11	21	31
1941	88	101	189	53			
1942	7	8	15	53			
1943	4	5	9	55			
1944	1	1	2	50			
1945	1	1	2	50			
Summe	108	323	631	51			

Im Durchschnitt aller Jahre fand sich unter 631 Puppen ein Weibchenanteil von 51%. In den einzelnen Jahren liegen die Weibchenprozente meist nahe diesem Wert. In zwei Fällen, wo bei verhältnismäßig großer Puppenzahl stärkere Abweichungen vom Durchschnittswert auftraten (1936 und 1940), sind in der Tabelle die Zahlen zur Ermittlung der statistischen Sicherheit aufgezeichnet: in keinem dieser beiden extremen Fälle ist die Abweichung statistisch gesichert oder auch nur wahrscheinlich. Danach hat die Forleule während des ganzen Untersuchungszeitraums von elf Jahren ein gleichbleibendes Geschlechterverhältnis gezeigt. Diese Feststellung stimmt überein mit den Angaben aus dem Schrifttum, welche bei SCHWERDTFEGER (28) zusammengestellt sind und regelmäßig — und hier vor allem bei Gradationen — einen Weibchenanteil von ungefähr 50% nennen.

Diese Schrifttumsangaben beziehen sich in der Regel nicht auf Puppen, sondern auf geschlüpfte Falter. Wie für den Spanner, so wurde auch für die Eulen des Schorfheide-Materials das Geschlechterverhältnis der ausgeschlüpften Falter ermittelt, soweit die Menge der Tiere das zuließ:

Tabelle 11
Geschlechterverhältnis der geschlüpften Eulenfalter. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♂♂	♀♀	Summe	Weibchenanteil %	Weibchenanteil im Puppenstadium %
1936	13	10	23	43	40
1937	63	58	121	48	49
1938	28	36	64	56	49
1940	8	28	36	78	62
1941	25	31	56	55	53
Summe	148	175	323	54	51

In 3 von 5 Fällen entspricht der Weibchenanteil der Falter dem im Puppenstadium gefundenen. 1938 und 1940 ist er höher; die Differenz ist 1938 weder gesichert noch wahrscheinlich, 1940 aber gesichert. Es ist bemerkenswert, daß in diesem Jahr, bei starkem Anstieg der Populationskurve, bereits die Puppen einen erhöhten Weibchenanteil aufwiesen, der aber keine statistische Sicherheit besaß; nach dem Schlüpfen der Falter hat sich der Weibchenanteil — fast ausschließlich durch stark auftretende Verjauchung bei den männlichen Puppen — weiter und erheblich erhöht.

Im Durchschnitt aller Jahre ergab sich für den Weibchenanteil bei gesunden, parasitierten und kranken Puppen:

Der Weibchenanteil ist bei den parasitierten Puppen niedriger als bei den gesunden; doch liegt die nicht unerhebliche Differenz bei geringer Puppenzahl durchaus innerhalb des Variationsbereiches. Die kranken Puppen entsprachen hinsichtlich des Geschlechterverhältnisses den gesunden.

Tabelle 12
Geschlechterverhältnis gesunder, parasitierter und kranker Eulenpuppen. Schorfheide 1935—1945

	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
gesund . . .	148	174	322	54			
parasitiert .	16	9	25	36	18	24	36
krank	120	119	239	50	4	9	14

Aus einem von SCHWERDTFEGER (26) mitgeteilten Zahlenmaterial, das von einer Eulengradation in Gräfenhainichen (Kreis Bitterfeld) stammt, konnte das Geschlechterverhältnis gesunder und kranker Puppen ermittelt werden; als krank waren alle nichtgesunden, also auch die parasitierten Tiere bezeichnet worden:

Die kranken Puppen besaßen einen geringeren Weibchenanteil als die gesunden; die Differenz ist nicht gesichert, aber wahrscheinlich. Da 67% der kranken Puppen parasitiert waren, ist wahrscheinlich das Absinken des Weibchenanteils auch hier auf die Parasitierung zurückzuführen.

Tabelle 13
Geschlechterverhältnis gesunder und kranker Eulenpuppen. Gräfenhainichen 1937

	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
gesund . . .	203	229	432	53			
krank	199	169	368	46	7	5	8

c) Kiefernschwärmer

Die in der Schorfheide gefundenen Puppen des Kiefernschwärmers wiesen folgende Geschlechterverteilung auf:

Die Einzelwerte liegen im allgemeinen nahe dem langjährigen Mittelwert 47%. In drei Fällen, in denen die Abweichungen vom Mittel bei relativ großer Puppenzahl erheblicher sind, 1935, 1939 und 1943, wurde die Sicherheit der Differenzen überprüft: die Abweichung liegt 1935 und 1939 innerhalb, 1943 mit großer Wahrscheinlichkeit außerhalb des Variationsbereichs.

Tabelle 14
Geschlechterverhältnis bei den Puppen des Kiefernschwärmers. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♂♂	Zahl der ♀♀	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
1935	10	13	23	56	9	20	30
1936	48	44	92	48			
1937	76	65	141	46			
1938	84	70	154	45			
1939	62	42	104	40	7	10	15
1940	93	79	172	46			
1941	66	56	122	46			
1942	38	32	70	46			
1943	61	89	150	59	12	8	12
1944	33	27	60	45			
1945	24	20	44	45			
Summe	595	537	1132	47			

Die geschlüpften Falter zeigten in den Jahren, in denen relativ größere Mengen erschienen, folgende Verteilung der Geschlechter:

Tabelle 15
Geschlechterverhältnis der geschlüpften Schwärmerfalter. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♀♀	Zahl der ♂♂	Summe	Weibchenanteil %	Weibchenanteil im Puppenstadium %
1936	29	20	49	41	48
1937	21	19	40	48	46
1938	44	39	83	47	45
1939	18	16	34	47	40
1940	53	39	92	42	46
1941	25	16	41	39	46
1943	19	22	41	54	59
Summe	225	178	403	44	47

Der Weibchenanteil der Falter liegt in den ersten 5 der aufgeführten 7 Jahre nahe dem Mittelwert 47%, der bei Untersuchung der Puppen gefunden wurde. In den Jahren 1941 und 1943 weichen die Anteile um 8 bzw. 7% vom Mittel ab, doch liegen die Differenzen im Variationsbereich. Interessant ist, daß in den beiden Jahren 1939 und 1943, welche im Puppenmaterial einen (allerdings ungesicherten) besonders niedrigen bzw. einen sehr wahrscheinlichen hohen Weibchenanteil aufwiesen, die Differenzen nach dem Schlüpfen der Falter wieder reduziert sind.

Tabelle 16 gibt das Geschlechterverhältnis im Durchschnitt aller gesunden, parasitierten und kranken Puppen wieder:

Tabelle 16
Geschlechterverhältnis gesunder, parasitierter und kranker Schwärmerpuppen. Schorfheide 1935—1945

	Zahl der ♀♀	Zahl der ♂♂	Summe	Weibchenanteil %	D	2σ	3σ
gesund . . .	225	178	403	44			
parasitiert .	84	94	178	53	9	7	11
krank	179	169	348	49	5	5	8

Der Weibchenanteil ist bei parasitierten und kranken Puppen höher als bei gesunden; die Differenz liegt bei den kranken Puppen im Schwankungsbereich, bei den parasitierten ist sie wahrscheinlich.

Angaben aus der Literatur, die zum Vergleich mit den aus dem Schorfheidematerial gewonnenen Ergebnissen herangezogen werden könnten, sind mir nicht bekannt.

d) Erörterung der Ergebnisse

Im Durchschnitt der 11jährigen Beobachtungszeit fand sich unter den eingesammelten Puppen ein Weibchenanteil bei Kiefernspanner von 54, bei Forleule von 51 und bei Kiefernschwärmer von 47%. Die Zahlen gruppieren sich um den nach der Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens der Geschlechtschromosomen zu erwartenden Wert 50%. Statistisch gesicherte oder wahrscheinliche Abweichungen vom Mittelwert wurden bei der Eule keinmal, beim Schwärmer einmal und beim Spanner zweimal beobachtet; beim Kiefernspanner konnten außerdem zwei Abweichungen während einer Gradation in der Letzlinger Heide festgestellt werden.

Das Geschlechterverhältnis der geschlüpften Falter entsprach im Durchschnitt der 11 Beobachtungsjahre dem der Puppen; der Weibchenanteil betrug bei Spanner 53, bei Eule 54 und bei Schwärmer 44%. Die Differenzen

zu den am Puppenmaterial gewonnenen Mittelwerten sind weder gesichert noch wahrscheinlich. In den Einzeljahren trat eine gesicherte oder wahrscheinliche Abweichung des Weibchenanteils der Falter gegenüber dem der Puppen nur einmal bei der Forleule auf; beim Spanner fehlen allerdings die Beobachtungen in zwei wichtigen Jahren, in denen eine Differenz erwartet werden konnte.

Während der 11 Jahre mit meist geringen Populationsdichten ist also das Geschlechterverhältnis der drei untersuchten Arten im Puppen- und Falterstadium im allgemeinen gleich geblieben. Abweichungen traten auf, beim Spanner zweimal, bei Eule und Schwärmer je einmal. Zieht man andere erreichbare Angaben über das Geschlechterverhältnis hinzu, die allerdings nur für Spanner und Eule vorliegen und aus Gradationszeiten stammen, so ist zu erkennen, daß die Abweichungen beim Spanner häufiger sind als bei der Eule, für die regelmäßig ein Weibchenanteil von ungefähr 50% genannt wird.

Die Abweichungen waren positiv und negativ. Beim Schwärmer wurde zweimal eine (statistisch allerdings nicht gesicherte) Abweichung im Puppenstadium durch eine entgegengesetzte Abweichung im Falterstadium ausgeglichen.

Fünf bei Kiefernspanner und Forleule beobachtete, statistisch gesicherte oder zumindest wahrscheinliche Abweichungen, die zum Teil an dem Schorfheide-Material, zum Teil während der Spannergradation 1936/38 in der Letzlinger Heide festgestellt wurden, fielen sämtlich in Zeiten starken Anstiegs oder Abstiegs der Populationsdichte. Eine statistisch gesicherte Erhöhung des Weibchenanteils (Forleule) fiel auf den ansteigenden, zwei ebenfalls gesicherte Erniedrigungen (Kiefernspanner) fielen auf absteigende Äste der Populationskurven; je eine statistisch nicht gesicherte, aber wahrscheinliche Erhöhung und Erniedrigung des Weibchenanteils (Kiefernspanner) wurden beim Absinken der Populationsdichte beobachtet. Berücksichtigt man vor allem die statistisch gesicherten Befunde, so ist der Zusammenhang zwischen Zeit und Art der Abweichung im Geschlechterverhältnis auf der einen Seite und dem Verlauf der Populationskurve auf der anderen Seite bemerkenswert.

Als U r s a c h e n für Abänderungen des Weibchenanteils kommen Wettereinwirkungen, Nahrungsmangel, biotische Sterblichkeitserreger und sogenannte innere Faktoren in Frage (28). Ein Teil der biotischen Mortalitätserreger, Parasiten und Krankheiten, konnte auf seinen Einfluß geprüft werden. Parasitierte Spannerpuppen hatten im Durchschnitt der Schorfheide-Beobachtungen einen geringeren Weibchenanteil (statistisch wahrscheinlich) und bei drei Einzeluntersuchungen während der Gradation in der Letzlinger Heide ebenfalls einen kleineren Sexualindex (statistisch gesichert) als die gesunden Puppen. Die Männchen sind also regelmäßig stärker parasitiert worden. Die Bevorzugung der männlichen Puppen durch die Schmarotzer hat aber nicht zu einer merklichen Erhöhung des Weibchenanteils im Falterstadium geführt. Kranke (verpilzte, verjauchte, vertrocknete) Puppen zeigten eine Minderung des Weibchenanteils nur in einem Fall.

Für die allgemein stärkere Parasitierung der männlichen Spannerpuppen ist folgende Erklärung denkbar: Wie später (S. 251) gezeigt wird, war der am häufigsten vertretene Parasit *Ichneumon nigritarius* Grav., der die Puppen belegt. Die im Winterlager parasitiert aufgefundenen Puppen müssen also noch im Spätherbst in der kurzen Zeit zwischen Verpuppung der Wirtsraupen und Einsetzen des Winters infiziert worden sein. Wie bei

vielen Lepidopterenarten fressen wahrscheinlich auch beim Kiefernspanner die weiblichen Raupen mehr — worauf auch die höheren Puppengewichte hinweisen (s. unten) — und länger als die männlichen Tiere. Diese kommen also früher zur Verpuppung und sind infolgedessen den in den letzten Herbstagen noch jagenden Puppenparasiten stärker ausgesetzt als die spätabbaumenden Weibchen. Auf die Möglichkeit derartiger Zusammenhänge hat bereits THALENHORST (36) hingewiesen.

Für die Forleule fand sich im Schorfheide-Material kein statistisch gesicherter oder wahrscheinlicher Zusammenhang zwischen dem Weibchenanteil und der Parasitierung oder Erkrankung der Puppen; bei einer früheren Gradation schienen allerdings die Männchen stärker parasitiert zu sein. Parasitierte Schwärmerpuppen zeigten einen wahrscheinlich höheren Weibchenanteil; hier müßten also — umgekehrt wie beim Spanner — die Schmarotzer vorwiegend Weibchen belegt haben.

Es treffen also zusammen: bei der Forleule regelmäßig gleichbleibendes Geschlechterverhältnis und anscheinend keine oder nur geringe Beeinflussung des Weibchenanteils durch Parasiten oder Krankheiten; beim Kiefernspanner relativ häufige Abweichungen vom normalen Geschlechterverhältnis und stärkerer Befall der männlichen Puppen durch Parasiten, gelegentlich auch durch Krankheiten. Wie weit hieraus Schlüsse für die Populationsdynamik der Arten gezogen werden können, muß zunächst dahingestellt bleiben.

2. Puppengewicht und Eiproduktion

a) Kiefernspanner

Die in den einzelnen Jahren eingesandten Spannerpuppen wiesen folgende Gewichte auf:

Tabelle 17
Gewichte sämtlicher Spannerpuppen (in mg). Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der Puppen	Minimum	Maximum	Mittel	σ	σ_D	$3\sigma_D$	M_1-M_2
			Männchen					
1936	68	80	185	126	20			
1937	85	79	168	106	15	3	9	20
1938	38	10	145	88	25	4	13	18
1939	25	62	151	105	16	5	16	17
1940	44	65	130	103	16	4	12	2
1941	225	29	146	103	15			
1942	35	71	144	99	16			
1943	51	77	131	102	11			
1944	9	85	120	108	16			
1945	10	30	116	94	24	9	28	14
Summe	590			105				
			Weibchen					
1936	71	84	229	167	29			
1937	61	77	194	144	22	4	13	23
1938	67	34	186	121	30	5	14	23
1939	17	91	179	143	24	7	21	22
1940	74	76	194	149	22			
1941	275	62	187	142	23			
1942	15	86	188	144	29			
1943	76	81	202	139	23			
1944	10	91	195	140	36			
1945	11	119	178	150	20	13	39	10
Summe	677			146				

Im Durchschnitt sämtlicher Jahre betrug das mittlere Gewicht der männlichen Puppen 105, der weiblichen Puppen 146 mg. Von 1936 bis 1939 schwankten die mittleren Puppengewichte der Einzeljahre beträchtlich, von 1939 ab blieben sie ungefähr gleich und entsprechend dem Gesamtdurchschnittsgewicht (Abb. 3). Der Unterschied zwischen den Mittelgewichten der Männchen auf der einen und der Weibchen auf der anderen Seite war

in allen Jahren etwa gleich; im Durchschnitt betrug das Gewicht einer männlichen Puppe 72% des Gewichts einer weiblichen Puppe; das entspricht den Befunden von BRANDT. Die Variationsbreite der Einzelgewichte innerhalb eines Jahres ist stets groß.

Die starken Unterschiede der mittleren Puppengewichte in den ersten vier Jahren der Beobachtungsreihe wurden auf ihre statistische Sicherheit geprüft.

Nach WEBER (39, 180—181) wurden die Mittelwerte der einzelnen Jahre miteinander verglichen und ihre Differenz (M_1—M_2) berechnet. Sodann wurde der Fehler der Differenz $\sigma_D = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}}$ ermittelt. Ist die Differenz M_1—M_2 größer als $3\,\sigma_D$, so ist sie echt; andernfalls sind die Abweichungen zufälliger Natur.

Wie Tabelle 17 nachweist liegen in den Jahren 1936—1939 in allen Fällen echte Differenzen der Mittelwerte vor. Nach 1939 blieben die geringen Schwankungen der Mittelgewichte im Zufallsbereich.

Vergleicht man die Gewichtskurven mit dem Verlauf der Populationsdichte (Abb. 3), so ergibt sich bemerkenswerterweise, daß in den ersten vier Jahren die Kurven in gleicher Tendenz, nahezu parallel verlaufen; nur ist die Populationskurve um 1 Jahr nach rechts verschoben. Ein Zusammenhang zwischen Puppengewicht und Populationsverlauf scheint zu bestehen — aber nur für die ersten vier Jahre: während der starken Populationsschwankungen zwischen 1939 und 1943 blieb das Puppengewicht nahezu konstant.

Wie bei der Besprechung des Weibchenanteils sollen zur Vervollständigung der Darstellung einige Zahlenwerte aus der Spannerkalamität 1936—1938 in der Letzlinger Heide zusammengestellt werden:

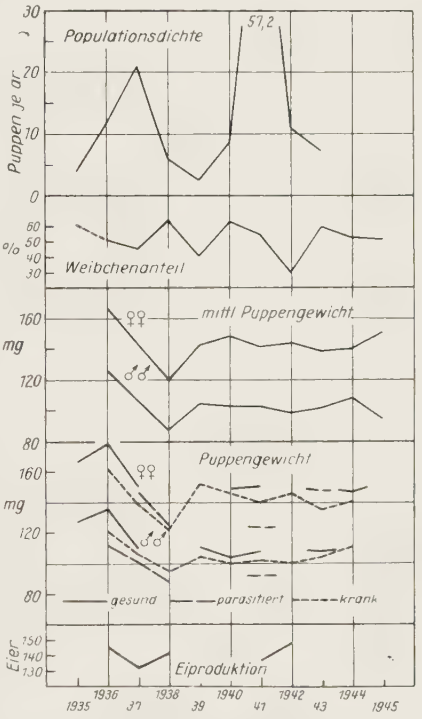


Abb. 3. Populationsdichte, Weibchenanteil, Puppengewicht und Eiproduktion des Kiefernspanners. Schorfheide 1935—1945

Tabelle 18

Mittlere Gewichte weiblicher Puppen während der Spannergradation 1936—1938 in der Letzlinger Heide

Frühjahr	1936	1937	1938	1939
Populationsdichte im FA. Letzlingen (Puppen je Ar) [1]	39	635	142	12
Zahl der untersuchten Puppen	140	>1000	>1000	
mittler. Puppengewicht d. Weibchen (mg)	163 [2]	133 [3] 145 [4]	120 [3]	

[1]) nach SCHWERDTFEGER (28). [2]) Aktenmaterial. [3]) nach ENGEL. [4]) nach STAHL, für n = 200.

Die Zahlen sind, da an verschiedenen Orten der Heide gewonnen, nicht voll vergleichsfähig. Glaubt man aber, sie in eine gewisse Beziehung zueinander setzen zu dürfen, so zeigt sich, daß die Puppengewichte im Höhepunkt der Gradation (1937) etwa dem in der Schorfheide ermittelten Durchschnitt entsprachen, beim Aufstieg der Populationsdichte (1936) höher und beim Abstieg (1938) kleiner waren. Die Gewichtsentwicklung der Puppen während des Zeitraums 1936—1938 läuft ebenso wie die Änderung der Populationsdichte in den rund 150 km voneinander entfernten Gebieten Letzlinger Heide und Schorfheide durchaus parallel!

BRANDT fand im Jahre 1936 an Material aus zwei verschiedenen Orten, den Klosterforstämtern Miele und Burgsittensen, mittlere Gewichte der weiblichen Puppen von 150 bzw. 119, der männlichen Puppen von 110 bzw. 92 mg. Die hohen Werte entsprechen dem Durchschnitt des Schorfheide-Materials, die niedrigen dem Minimum im Jahre 1938. BRANDT hat zur Erklärung dieser Unterschiede nur Vermutungen ausgesprochen. Aus den Puppenbüchern der beiden Forstämter ergibt sich, daß 1936 eine Gradation im Gange war; die hohen Zahlen in Miele fallen zusammen mit einem Aufstieg der Populationsdichte von 151 auf 292 Puppen je Ar, die niedrigen Werte in Burgsittensen mit einem Abfall der Bevölkerungszahl von 402 auf 287 Puppen je Ar; die Populationszahlen gelten jeweils für die beiden Frühjahre 1936 und 1937 und sind Durchschnittswerte für alle Probebestände der beiden Forstämter.

Nach eigenem Aktenmaterial wogen im Forstamt Gartow (Kreis Dannenberg) 1947 bei einer Populationsdichte von 244 Puppen je Ar die weiblichen Puppen im Durchschnitt 144 mg, die männlichen 103 mg; im Forstamt Knesebeck (Kreis Gifhorn) betrugen im gleichen Jahr die Puppengewichte bei einer Populationsdichte von 26 Puppen je Ar 131 (♀) bzw. 96 (♂) mg; im folgenden Jahr war hier der Belag auf 11 Puppen je Ar abgesunken. In Gudow (Kreis Herzogtum Lauenburg) war im Frühjahr 1951 während einer Massenvermehrung das mittlere Puppengewicht 139 (♀) bzw. 104 (♂) mg.

In 13 von 19 an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten untersuchten Fällen lagen die mittleren Gewichte der weiblichen Puppen etwa in der Spanne 140—150 mg; dies scheint ein „Normalgewicht" zu sein, das in einzelnen Jahren erheblich über- oder unterschritten werden kann. Zwei „Übergewichte" 1936 in der Schorfheide und in der Letzlinger Heide fallen mit dem aufsteigenden Ast der Populationskurve, vier „Untergewichte", 1938 Schorfheide und Letzlinger Heide, 1936 Burgsittensen und 1947 Knesebeck fallen mit absteigenden Ästen der Populationskurven zusammen.

Einige der vorstehend angeführten Zahlenangaben aus dem Schrifttum (BRANDT, STAHL) beziehen sich auf gesunde Puppen, aus denen Falter schlüpften, die Gewichte aus der Schorfheide, aus der Letzlinger Heide, aus Gartow, Knesebeck und Gudow sowie von ENGEL dagegen auf das gesamte, bei den Suchen gefundene oder auch äußerlich gesund erscheinende Puppenmaterial. Zur Nachprüfung, wie weit Parasitierung und Krankheit die Puppengewichte beeinflussen, wurden die Zahlen der Schorfheide nach dem Schlüpfen der Falter und Parasiten aufgeteilt nach gesunden, parasitierten und kranken Puppen. Das Ergebnis zeigt das zweitunterste Teilbild von Abbildung 3; da in manchen Jahren für einzelne Kategorien keine oder nur wenige Zahlen vorhanden waren, die keine Berechnung des Mittelwertes zuließen, sind die Kurven lückenhaft. Sie zeigen aber, daß die Tendenz der Gewichtsentwicklung überall gleich ist, daß also beispielsweise der starke Abfall der Puppengewichte von 1936 nach 1938 nicht etwa auf erhöhte Parasitierung oder Erkrankung der Puppen zurückzuführen ist, sondern daß gesunde, parasitierte und kranke Puppen in gleicher Weise an Gewicht abnahmen. Die Schwankungen der Gewichtskurve erfolgten somit unabhängig von der Einwirkung durch Parasitierung oder Krankheit.

Das bedeutet nicht, daß gesunde, parasitierte und kranke Puppen gleiche Gewichte besitzen. Bereits aus Abbildung 3 ist zu erkennen, daß gesunde Puppen schwerer sein dürften. Um dieser Frage nachzugehen, wurden die Puppen aus den Jahren mit „Normalgewicht", also aus 1937 und 1939 bis 1944, zusammengefaßt und ihre Gewichte nach gesunden, parasitierten und kranken Tieren berechnet:

Tabelle 19

Gewichte gesunder, parasitierter und kranker Spannerpuppen (in mg). Schorfheide 1935—1945

	Zahl der Puppen	Minimum	Maximum	Mittel	σ	σ_D	$3\sigma_D$	M_1 M_2
Männchen								
gesunde	125	65	143	108	14			
ichneumonierte.	25	54	126	95	15	3	10	13
tachinierte . . .	18	85	116	101	9	3	8	7
parasitierte . . .	43	54	126	98	13	2	7	10
verpilzte	152	61	131	104	13			
verjauchte . . .	123	29	168	104	15			
vertrocknete . .	13	79	151	100	23			
kranke	288	29	168	103	15	2	4,5	5
Weibchen								
gesunde	141	76	194	150	15			
ichneumonierte.	14	77	172	134	30	8	25	16
tachinierte . . .	14	104	189	139	22	6	18	11
parasitierte . . .	28	77	189	136	25	5	15	14
verpilzte	182	84	202	141	24			
verjauchte . . .	146	62	188	141	24			
vertrocknete . .	18	76	171	135	28			
kranke	346	62	202	141	24	2	5	9

Es zeigt sich: parasitierte Puppen waren leichter als gesunde (statistisch gesichert); ichneumonierte Puppen waren leichter als tachinierte (nicht gesichert, aber wahrscheinlich). Kranke Puppen waren leichter als gesunde (gesichert); verpilzte und verjauchte Puppen waren gleich schwer, vertrocknete Puppen waren leichter als verpilzte und verjauchte (nicht gesichert, aber wahrscheinlich). Parasitierte Puppen waren leichter als kranke (nicht gesichert). Diese Fesstellungen gelten für die im Winter gewogenen, bereits parasitierten und vermutlich auch schon kranken Puppen; sie bedeuten nicht, daß leichtere Puppen eher parasitiert oder krank wurden als schwerere.

Der Unterschied im Gewicht der gesunden Puppen und des gesamten Puppenmaterials (gesunde, parasitierte und kranke) ist so gering, daß es nachträglich gerechtfertigt erscheint, wenn im Anfang dieses Abschnitts zum Vergleich mit den Gesamtzahlen der Schorfheide die für gesunde Puppen geltenden Werte von Brandt und Stahl herangezogen wurden.

Es ist bekannt, daß zwischen dem Gewicht der weiblichen Puppe und der Eiproduktion des aus ihr schlüpfenden Falters eine Relation besteht: je höher das Gewicht, um so größer die Eierzeugung; die Kurve der Funktion Puppengewicht-Eiproduktion entspricht einer Geraden (3, 31). Wie Stahl für den Kiefernspanner erkannte, ist aber diese Beziehung nicht konstant; in den Jahren 1936 und 1937 hatten die in ihrer Form gleichen Kurven völlig verschiedene Lage im Koordinatensystem.

Die Eiproduktion der geschlüpften Spannerweibchen aus der Schorfheide ist in Tabelle 20 aufgezeichnet:

Tabelle 20
Eiproduktion der Spannerweibchen. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♀♀	mittleres Puppengewicht mg	Eier je ♀		
			abgelegt	im Ovar	insgesamt
1935	17	167	76	69	145
1936	28	179	92	40	132
1937	27	151	114	29	143
1940	40	149	108	29	137
1941	55	151	108	40	148
1943	17	147	83	55	138

Es sind niemals alle Eier abgelegt worden; ein Teil der legereifen Eier blieb im Ovar zurück. Die Summe der abgelegten und der im Ovar gefundenen legereifen Eier ergibt die Eiproduktion. Sie ist in den 6 Jahren, in denen genügend Weibchen zur Durchfühung der Untersuchung vorlagen, auffallend gleichmäßig gewesen. Es ergibt sich keinerlei Beziehung zum Puppengewicht, das in den beiden ersten Jahren erheblich über dem Durchschnitt lag, ohne daß zur gleichen Zeit die Eiproduktion höher war. Daß innerhalb einer Population im gleichen Jahr eine klare Relation zwischen Puppengewicht und Eiproduktion besteht, ist nicht nur für den Kiefernspanner erwiesen. Bei verschiedenen Populationen oder auch bei aufeinanderfolgenden Generationen am gleichen Ort, wie in der Schorfheide, sind aber offenbar die Beziehungen so unterschiedlich, daß in unserem Falle eine nahezu konstante Eiproduktion während mehrerer Jahre bei verschiedenem mittleren Puppengewicht resultierte.

Es zeigt sich auch kein Zusammenhang zwischen der Eiproduktion und dem Verlauf der Populationskurven. Man kann, wenn man will, einen solchen Zusammenhang in bezug auf die Zahl der abgelegten Eier aus der Tabelle ablesen: die beiden Tiefstwerte 1935 und 1943 entsprechen tiefen Lagen der Populationskurve, die hohen Werte 1937, 1940 und 1941 liegen auf Höhepunkten bzw. auf einem scharf ansteigenden Ast; doch kann die Eiablage auch durch das Halten der Falter in Zuchtkäfigen beeinflußt sein, so daß zumindest mit großer Unsicherheit derartiger Ableitungen gerechnet werden muß.

Wie die Zusammenstellungen bei SCHWERDTFEGER (22) und SUBKLEW zeigen, schwanken die Angaben des Schrifttums über die Eiproduktion des Kiefernspanners in weiten Grenzen. Bei der schon mehrfach genannten Gradation in der Letzlinger Heide fanden im gleichen Frühjahr 1937 in verschiedenen Forstämtern der Heide ENGEL 105, STAHL 144 und SUBKLEW 147 Eier als mittlere Produktion der Weibchen. Die beiden letztgenannten Zahlen entsprechen den in der Schorfheide gefundenen Werten. Die von BRANDT 1936 an Puppenmaterial aus zwei verschiedenen Orten ermittelte Eiproduktion entsprach dem unterschiedlichen Durchschnittsgewicht der Puppen: sie betrug in Burgsittensen bei sinkender Populationsdichte 125, in Miele bei steigender Bevölkerungszahl 184 Eier je Weibchen.

Hinsichtlich der Eiproduktion läßt sich also feststellen, daß sie in dem aus dem eisernen Bestand der Schorfheide stammenden Spannermaterial im Laufe einer Reihe von Jahren auffallend gleichmäßig geblieben ist und keine Beziehungen zum Puppengewicht oder zu der in verhältnismäßig weiten Grenzen schwankenden Populationsdichte zeigte. Sie lag ständig bei etwa 140 Eiern je Weibchen. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß einige Jahre mit besonders niedrigen Puppenmengen kein auswertbares Zahlenmaterial lieferten. Die mittlere Eiproduktion des Kiefernspanners kann aber nicht — wie man aus dem Schorfheide-Material schließen könnte — als konstant

angesehen werden; wie das Schrifttum erkennen läßt, sind an anderen Orten und in anderen Gradationsstadien, meist nahe den Höhepunkten einer Massenvermehrung, Eizahlen gefunden worden, die von den Werten des Schorfheide-Materials erheblich abweichen.

b) Forleule

Die Forleulenpuppen aus der Schorfheide hatten in den einzelnen Jahren folgende Gewichte:

Tabelle 21

Gewichte sämtlicher Eulenpuppen (in mg). Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der Puppen	Minimum	Maximum	Mittel	σ	σ_D	$3\,\sigma_D$	$M_1 - M_2$
			Männchen					
1935	3	111	334	256				
1936	22	223	344	291				
1937	77	187	357	288	42			
1938	65	142	319	235	43	7	21	53
1939	12	136	344	273	56	17	51	38
1940	22	154	314	271				
1941	88	122	380	261				
1942	7	237	308	275				
1943	4	254	372	302				
1944	1			224				
1945	1			274				
Summe	302			266				
			Weibchen					
1935	5	264	356	304				
1936	18	242	347	310				
1937	73	231	359	288	30			
1938	62	123	334	234	49	7	21	54
1939	10	266	319	287	16	8	24	53
1940	37	191	341	278				
1941	101	83	386	260				
1942	8	226	324	273				
1943	5	263	304	283				
1944	1			268				
1945	1			315				
Summe	321			269				

Im Durchschnitt sämtlicher Jahre betrug das mittlere Gewicht der männlichen Puppen 266, der weiblichen Puppen 269 mg; die Puppengewichte der beiden Geschlechter sind also — im Gegensatz zum Kiefernspanner — bei geringem Mehrgewicht der Weibchen als ungefähr gleich anzusehen. Schon früher war Schwerdtfeger (26) zu einem ähnlichen Ergebnis gekommen: 1937 betrugen die mittleren Gewichte von jeweils mehr als 300 Puppen aus dem Forstamt Gräfenhainichen (Kreis Bitterfeld) im männlichen Geschlecht 293, im weiblichen 295 mg. Dies erlaubte, für die kurvenmäßige Darstellung in Abbildung 4 die Geschlechter zusammenzufassen und damit für Jahre, in denen die Geschlechter einzeln mit nur wenigen Stücken vertreten waren, brauchbare Mittelwerte zu gewinnen. Abbildung 4 zeigt ein starkes Schwanken des mittleren Puppengewichtes mit Maxima 1936 und 1939 und Minima 1938 und 1941. Die Unterschiede in den Gewichten während des Zeitraums 1937 bis 1939 sind gesichert, die im Zeitraum 1940 bis 1942 dagegen nicht.

Die Kurven der Puppengewichte von Forleule (Abb. 4) und Kiefernspanner (Abb. 3) weisen im Zeitraum 1936—1939 eine auffallende Parallelität auf. Dies legt den Verdacht nahe, daß der Verlauf der Kurven und insbesondere das bei beiden Arten ausgeprägte Minimum 1938 durch in der Versuchsanlage liegende Einwirkungen bedingt sind, daß viel-

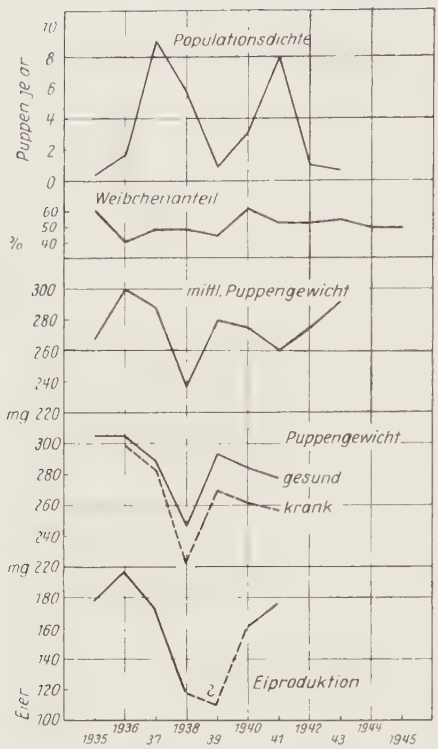


Abb. 4. Populationsdichte, Weibchenanteil, Puppengewicht und Eiproduktion der Forleule. Schorfheide 1935—1945

leicht das geringe Gewicht 1938 durch ungenügende Befeuchtung, also durch Austrocknung der Puppen vor der Wägung, bedingt sei. Dieser Verdacht wird bestärkt, wenn — wie noch zu zeigen sein wird — auch für die Puppen des Kiefernschwärmers 1938 ein relativ geringes Gewicht ermittelt wurde. Gegen die Vermutung ist zu sagen, daß die Puppen Anfang März 1938 gewogen wurden und in dem Kalthaus, in dem sie von ihrem Mitte Dezember beginnenden Eintreffen bis zur Wägung aufbewahrt wurden, während der Wintermonate eine Luftfeuchtigkeit von nahezu 100% herrschte; auch wenn die Befeuchtung der Sandunterlage und des sie bedeckenden Filterpapiers versehentlich längere Zeit unterblieben wäre, ist es kaum denkbar, daß die Puppen in diesem Raum unter Austrocknung litten. Weiterhin müßten, wenn die Puppen derart ausgetrocknet wären, ihre Sterblichkeit und namentlich der Anteil vertrockneter Puppen in diesem Frühjahr besonders groß gewesen sein; wie noch darzustellen ist (S. 246), wiesen die Spannerpuppen auch eine ungewöhnlich hohe Mortalität auf, bei der allerdings Vertrocknung keine nennenswert größere Rolle spielte als in den anderen Jahren; dagegen besaßen die Eulenpuppen eine dem Durchschnitt der ganzen Beobachtungsjahre durchaus entsprechende Sterblichkeit mit geringem Vertrocknungsanteil und die Schwärmerpuppen sogar eine besonders geringe Mortalität ohne jegliche Vertrocknungserscheinungen. Das am schwersten wiegende Argument scheint mir aber die Parallelität der Gewichtsentwicklung des Spanners und — soweit zu erkennen ist — auch der Eule in der Schorfheide und in der Letzlinger Heide zu sein: die in der Letzlinger Heide unter anderen Verhältnissen und von anderen Versuchsanstellern ermittelten, bereits oben (Tab. 18) vorgeführten Werte für den Kiefernspanner zeigen 1938 genau das gleiche unterdurchschnittliche Puppengewicht wie das Material der Schorfheide; THALENHORST (35) fand im Frühjahr 1938 als mittleres Gewicht von Forleulenpuppen, die aus dem Forstamt Letzlingen stammten, den außerordentlichen niedrigen Wert von 228 mg. Ich trage daher kein Bedenken, die ermittelten Gewichtsunterschiede als real anzusehen.

Die Gewichtskurve besitzt — wie beim Kiefernspanner — einen der Populationskurve analogen Verlauf, namentlich während der ersten fünf Jahre, in denen die Kurven einander ungefähr parallel sind, wenn man sich die Gewichtskurve um ein Jahr nach rechts verschoben denkt. Aber auch in den übrigen Jahren läßt sich ein gewisser Zusammenhang zwischen Populationsdichte und Puppengewicht ablesen.

Im Schrifttum finden sich nur wenige Angaben über Puppengewichte der Forleule, die — abgesehen von der schon erwähnten Mitteilung von THALENHORST aus Letzlingen — sämtlich aus einander benachbarten Forstämtern des Regierungsbezirks Merseburg stammen: im Frühjahr 1937 fand ENGEL (nach THALENHORST 35) in Doberschütz bei 50 weiblichen Puppen ein mittleres Gewicht von 317 mg und SCHWERDTFEGER (26) in Gräfenhainichen an 325 Puppen ein solches von 295 mg; diese hohen Werte sind während einer Progradation gewonnen worden. Im nächsten Frühjahr 1938, im Kulminationsjahr, fand THALENHORST im Forstamt Söllichau an 50 weiblichen Puppen ein Durchschnittsgewicht von 288 mg.

Ein Teilbild der Abbildung 4 gibt die mittleren Gewichte gesunder und kranker Puppen wieder; die beiden Kurven verlaufen gleichsinnig, die

kranken Puppen sind durchweg leichter gewesen als die gesunden. Die parasitierten Puppen konnten bei dieser Darstellung nicht berücksichtigt werden, da ihre Zahl zu klein war.

Im Durchschnitt aller Jahre und bei Zusammenfassung der beiden Geschlechter ergibt sich für die Gewichte gesunder, parasitierter und kranker Puppen:

Tabelle 22
Gewichte gesunder, parasitierter und kranker Eulenpuppen (in mg). Schorfheide 1935—1945

	Zahl der Puppen	Minimum	Maximum	Mittel	σ	σ_D	$3\sigma_D$	M_1-M_2
gesunde	322	145	386	280	40			
ichneumonierte .	25	123	346	243	56	12	35	37
verpilzte	88	136	353	255	55	6	19	25
verjauchte . . .	109	101	380	258	53	6	17	22
vertrocknete . .	42	83	351	235	65	10	31	45
kranke	239	83	380	253				

Ichneumonierte Puppen (tachinierte kamen nicht vor), verpilzte, verjauchte und vertrocknete Puppen waren leichter als gesunde (statistisch gesichert). Verpilzte und verjauchte Puppen waren gleich schwer, vertrocknete Puppen waren leichter als verpilzte und verjauchte (nicht gesichert). Ichneumonierte Puppen waren leichter als verpilzte und verjauchte und schwerer als vertrocknete Puppen (nicht gesichert).

Im Forstamt Gräfenhainichen (Kreis Bitterfeld) hatten 1937 kranke Puppen ein Durchschnittsgewicht von 267 (♂) bzw. 261 (♀) mg, gesunde Puppen ein solches von 293 (♂) bzw. 295 (♀) mg (26).

Die Eiproduktion der geschlüpften Forleulenweibchen aus der Schorfheide war folgendermaßen:

Tabelle 23
Eiproduktion der Forleulenweibchen. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der ♀♀	mittleres Puppengewicht mg	Eier je ♀		
			abgelegt	im Ovar	insgesamt
1935	4	294	15	163	178
1936	10	313	165	32	197
1937	58	289	98	74	172
1938	36	248	79	38	117
1939	3	283	73	36	109
1940	28	286	58	102	160
1941	31	286	113	63	176
1943	4	278			161

Das Bild ist ein ganz anderes als beim Kiefernspanner: während bei diesem die Eiproduktion während der Beobachtungsjahre ungefähr gleich blieb, schwankt sie bei der Forleule beträchtlich. Es soll wiederum auf die vielleicht durch die Versuchsanordnung beeinflußten Unterschiede abgelegter und im Ovar verbliebener Eier kein Wert gelegt, sondern nur die gesamte Eiproduktion betrachtet werden. Sie entspricht in großen Zügen dem jeweiligen Puppengewicht (Abb. 4); der besonders niedrige und aus dem sonstigen Kurvenverlauf herausspringende Wert 1939 basiert auf nur 3 Tieren und ist deshalb zweifelhaft. Ein Zusammenhang zwischen Eiproduktion und Verlauf der Bevölkerungsdichte ist zu erkennen.

Die Zahlen können ergänzt werden durch einige Schrifttumsangaben. Zwölfer (40) fand 1930 im Eruptionsjahr einer Eulenkalamität als „absolute Eizahl", die „ein Weib-

chen im Optimum aller maßgebenden Bedingungen ablegen kann", 190 Stück. SCHWERDTFEGER ermittelte 1932 (23), ebenfalls während der Eruption einer Kalamität, eine Produktion von 180 Eiern, im Jahre darauf (25 III), in der Krisis, eine Produktion von 150—176 Eiern. ENGEL (nach THALENHORST 35) stellte 1937 bei Anstieg der Populationsdichte 145 Eier, THALENHORST 1938 (35) während eines Minimums in Letzlingen rund 140, während eines Maximums der Populationskurve in Söllichau 175 Eier als mittlere Produktion fest. Diese Zahlen beziehen sich auf gutbenadelte Wirtsbestände, die ausreichend Nahrung boten; bei Nahrungsmangel in einem stark befressenen, im Durchschnitt nur noch zu 10% benadelten Kiefernbestand fand SCHWERDTFEGER (25 III) eine mittlere Eiproduktion von 79.

Auch wenn man von diesem letzten Fall absieht und nur die Zahlen betrachtet, die bei ausreichendem Nahrungsangebot gewonnen wurden, ist zu erkennen, daß die Eiproduktion der Forleule starken Schwankungen unterworfen ist. Hohe Werte fanden sich regelmäßig — mit Ausnahme der von ENGEL (nach THALENHORST 35) mitgeteilten Zahl — auf dem ansteigenden Ast oder auch im Maximum der Populationskurve, niedrige Werte beim Abstieg oder im Minimum.

c) Kiefernschwärmer

Die in den einzelnen Jahren ermittelten Puppengewichte des Kiefernschwärmers sind in Tabelle 24 zusammengestellt:

Tabelle 24
Gewichte sämtlicher Schwärmerpuppen (in mg). Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der Puppen	Minimum	Maximum	Mittel	σ	σ_D	$3\sigma_D$	M_1-M_2
			Männchen					
1935	10	1610	2371	1936	280			
1936	45	1507	2611	2118	240	96	288	182
1937	68	1098	2560	1937	320	53	165	181
1938	82	1360	2800	1901				
1939	65	1149	2587	1942	270			
1940	93	1370	3239	2095	220	41	123	153
1941	66	564	2839	2000				
1942	38	1749	2501	2114				
1943	58	1574	2556	2067				
1944	33	1066	2357	1987				
1945	24	1159	2484	1870				
Summe	582			2004	270			
			Weibchen					
1935	10	1436	2440	2054				
1936	42	1446	2940	2222				
1937	59	1331	2775	2174	315			
1938	69	1072	2678	2034	336	58	174	140
1939	39	1624	2600	2079	259	58	174	45
1940	79	1438	3340	2301	325	55	165	222
1941	56	1557	2760	2210				
1942	32	1244	2639	2183				
1943	88	1668	2654	2245				
1944	27	1586	2746	2142				
1945	20	1651	2386	2100				
Summe	521			2181				

Im Gesamtdurchschnitt wogen die Männchen 2004, die Weibchen 2181 mg; die männlichen Puppen waren regelmäßig leichter als die weiblichen (Abb. 5). Im Gesamtmittel betrug das Gewicht einer männlichen Puppe 92% des Gewichtes einer weiblichen Puppe.

Die Gewichte schwanken in den einzelnen Jahren, aber nicht so stark wie beim Kiefernspanner oder gar bei der Forleule. Statistisch gesichert sind die Unterschiede in den Gewichten zweier aufeinanderfolgender Jahre bei den männlichen

Puppen zweimal (1936/37 und 1939/40), bei den weiblichen Puppen einmal (1939/40).

Ein Vergleich der Gewichtskurven mit der Populationskurve, die hier nicht auf Grund der (nicht zur Verfügung stehenden) Probesuchergebnisse, sondern nach den eingesandten Puppenmengen gezeichnet wurde, läßt kaum Zusammenhänge erkennen: das statistisch gesicherte Absinken des Gewichts männlicher Puppen 1936/37 fällt mit einem Anwachsen der Puppenzahl, das besonders hohe Gewicht 1940 mit einem allerdings geringfügigen Maximum der Populationsdichte zusammen.

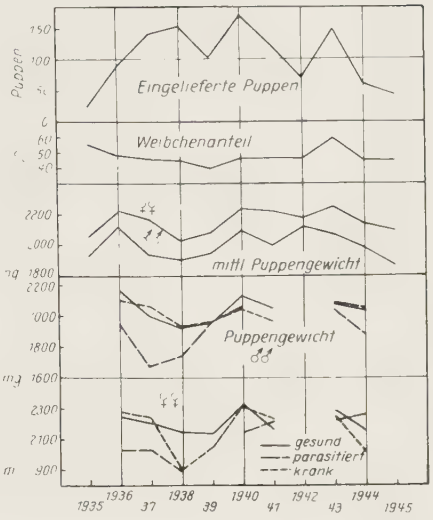


Abb. 5. Eingelieferte Puppen, Weibchenanteil und Puppengewicht des Kiefernschwärmers. Schorfheide 1935–1945

Wie Abbildung 5 zeigt, folgen — wie bei den beiden anderen untersuchten Arten — die Kurven für die Gewichte gesunder, parasitierter und kranker Puppen der Tendenz der allgemeinen Gewichtskurve. Die Gewichte der parasitierten und kranken Puppen liegen zum Teil erheblich unter dem der gesunden. Faßt man wiederum die Zahlen aller Jahre zusammen, so ergibt sich:

Tabelle 25

Gewichte gesunder, parasitierter und kranker Schwärmerpuppen (in mg). Schorfheide 1935—1945

	Zahl der Puppen	Minimum	Maximum	Mittel	σ	σ_D	$3\,\sigma_D$	$M_1 - M_2$
Männchen								
gesunde	221	1168	3239	2050	243			
ichneumonierte .	37	1066	2526	1786	336	58	174	264
tachinierte . . .	47	1360	2371	1981	261	41	123	69
parasitierte . . .	84	1066	2526	1895	311	38	114	155
verpilzte	133	564	2588	2012	250	27	81	38
verjauchte . . .	42	1226	2839	1985	315	51	153	65
vertrocknete . .	9	1637	2274	1898				
kranke	184	564	2839	2000	266	26	78	50
Weibchen								
gesunde	175	1515	3340	2228	283			
ichneumonierte .	52	1446	2662	2134	300	49	147	94
tachinierte . . .	42	1072	2746	2094	337	56	168	134
parasitierte . . .	94	1072	2746	2116	315	39	117	112
verpilzte	121	1175	2816	2194	283	34	102	34
verjauchte . . .	39	1321	2577	2117	330	57	171	111
vertrocknete . .	5	1629	2367	2129				
kranke	165	1175	2816	2170	295	31	96	58

Parasitierte Puppen waren leichter als gesunde (für Männchen statistisch gesichert, für Weibchen wahrscheinlich). Ichneumonierte Puppen waren im männlichen Geschlecht leichter, im weiblichen schwerer als tachinierte; beide

Unterschiede sind nicht gesichert, so daß hier keine Regel zu bestehen scheint. Verpilzte, verjauchte, vertrocknete und insgesamt kranke Puppen waren in sämtlichen Mittelwerten leichter als gesunde; doch sind in keinem Fall die Unterschiede gesichert.

Tabellen und Kurven vermitteln den Eindruck, daß beim Schwärmer Gewichtsbewegungen nur innerhalb enger Grenzen vor sich gehen.

Die Eiproduktion wurde nicht untersucht.

d) Erörterung der Ergebnisse

Bei allen drei untersuchten Arten wogen die männlichen Puppen weniger als die weiblichen. Die Unterschiede waren — im Durchschnitt des gesamten untersuchten Puppenmaterials — beim Kiefernspanner groß (♂♂ : ♀♀ = 72 : 100), beim Kiefernschwärmer gering (92 : 100) und bei der Forleule so minimal (99 : 100), daß die Gewichte der beiden Geschlechter praktisch als gleich anzusehen sind.

Die Puppengewichte sind bei keiner Art während der Beobachtungszeit konstant geblieben. Das Ausmaß der Gewichtsschwankungen war unterschiedlich. In Tabelle 26 ist die Variationsbreite für die Jahresmittel der

Tabelle 26

Variationsbreite und Summe der Abweichungen vom Gesamtmittel bei den Jahresmitteln der Puppengewichte. Schorfheide 1935—1945

Art	Geschlecht	Puppengewicht in mg			Variationsbreite		Summe der Abweichungen	
		Mittel	Minimum	Maximum	absolut	%	absolut	%
Kiefernspanner . .	♂	105	88	126	38	36	66	63
	♀	146	121	167	46	32	77	53
Forleule	♂	266	235	291	56	21	169	63
	♀	269	234	310	76	28		
Kiefernschwärmer	♂	2004	1870	2118	248	12	775	39
	♀	2181	2034	2301	267	12	632	29

Puppengewichte, soweit sie sich auf mindestens 10 Wägungen stützen können, aufgezeichnet, zunächst absolut in mg, dann in Prozent, bezogen auf das Gesamtmittel des Puppengewichts. Die allein zu betrachtende relative Variationsbreite ist am größten beim Kiefernspanner, geringer bei der Forleule und am kleinsten beim Kiefernschwärmer; der Spanner zeigte also die stärksten, der Schwärmer die schwächsten Abweichungen vom mittleren Puppengewicht. Summiert man (in den beiden letzten Spalten der Tabelle 26) die Abweichungen der Jahresmittel vom Gesamtmittel — und zwar nur für das Jahrzehnt 1936—1945, da für das erste Jahr 1935 die Werte des Kiefernspanners fehlen —, so ergeben sich, prozentual zum Durchschnittsgewicht, ungefähr die gleichen Werte für Spanner und Eule, während die Zahlen des Schwärmers niedriger liegen; in bezug auf die Summe der Abweichungen innerhalb eines Jahrzehnts haben sich also Spanner und Eule gleich verhalten, während auch hier der Schwärmer geringere Werte aufwies. Die Schwankungen im Puppengewicht waren also beim Kiefernschwärmer wesentlich geringer als bei Forleule und Kiefernspanner.

Wenn man für die weiblichen Puppen des Kiefernspanners ein Gewicht von 140—150 mg, der Forleule ein solches von 260—280 mg als „normal" (da am häufigsten vorkommend) ansieht, so traten Abweichungen von dieser

Normalzahl auf beim Spanner in 19 untersuchten und aus dem Schrifttum herangezogenen Fällen 6mal, also in 32%, bei der Eule in 13 Fällen 8mal, also in 62%. Die Eule hat also häufiger Abweichungen vom Normalgewicht aufgewiesen als der Spanner.

Besonders hohe Puppengewichte wurden bei Spanner und Eule regelmäßig auf dem ansteigenden Ast der Populationskurve, besonders niedrige auf ihrem absteigenden Ast gefunden. Ein Zusammenhang zwischen den Bewegungen der Puppengewichte und der Bevölkerungsdichten liegt zweifellos vor; wie weit er kausal zu verstehen ist, wird unten zu erörtern sein. Die recht ausgeglichenen Gewichtskurven der Schwärmerpuppen zeigten keine klare Beziehung zur Populationskurve.

Bei allen drei Arten waren parasitierte und kranke Puppen leichter als gesunde. Die Schwankungen in der Gewichtskurve ließen sich aber nicht auf mehr oder weniger starkes Auftreten parasitierter und kranker Puppen zurückführen: die Gewichte der gesunden wie der parasitierten und kranken Puppen folgten durchaus den Kurven der Gesamtmittel.

Die Eiproduktion der Spannerweibchen war während des untersuchten Zeitraums auffallend gleichmäßig; eine Beziehung zu dem wechselnden Puppengewicht oder dem Verlauf der Populationskurve war nicht festzustellen. Im Gegensatz hierzu schwankte die Zahl der von einem Forleulenweibchen erzeugten Eier von Jahr zu Jahr erheblich; die Schwankungen ließen einen Zusammenhang mit dem Puppengewicht und der Bevölkerungsdichte erkennen.

3. Sterblichkeit

Die unter Beobachtung gestellten Puppen entließen Falter oder Parasiten, oder sie verpilzten, verjauchten oder vertrockneten.

Über die Parasiten wird weiter unten Näheres zu sagen sein.

Der Anteil der vertrockneten Puppen war durchweg gering — er betrug im Gesamtdurchschnitt beim Spanner 3%, bei der Eule 7% und beim Schwärmer 1% — und interessiert deshalb wenig. Die eigentliche Todesursache dieser Puppen muß dahingestellt bleiben; denn echte Vertrocknung kann bei den dauernd feucht gehaltenen Zuchten kaum in Frage kommen. Die vertrockneten Stücke fanden sich auch in der Regel erst am Ende der Beobachtungszeit, im Spätsommer oder Herbst, wenn in einer Schlußkontrolle die restlich vorhandenen Puppen auf ihre Beschaffenheit geprüft wurden und vorher wohl das Befeuchten der Wannen nicht mehr regelmäßig durchgeführt worden war; aus anderen Ursachen abgestorbene Stücke mögen dann eingetrocknet sein.

Als verjaucht wurden diejenigen Puppen bezeichnet, deren Körperinhalt eine flüssige, mißfarbene, meist übelriechende Beschaffenheit angenommen hatte. Bei dieser Veränderung des Puppeninhaltes haben zweifellos Bakterien mitgewirkt; wie weit sie pathogen auftraten, die beobachteten Erscheinungen also als echte Bakteriosen anzusehen sind, oder ob sich die Bakterien in bereits erkrankten oder toten Puppen sekundär ansiedelten, muß dahingestellt bleiben. Sicherlich wird es sich bei einem Teil der verjauchten Puppen um solche gehandelt haben, die beim Sammeln oder bei den nachfolgenden Behandlungen verletzt worden sind, ohne daß dies erkannt wurde; sichtbar verletzte Puppen wurden nicht in die Beobachtung aufgenommen. Der Anteil der verjauchten Puppen war nicht unbeträchtlich: er betrug im Gesamtdurchschnitt beim Spanner 26, bei der Eule 19 und beim Schwärmer 10%.

Die verpilzten Puppen wurden meist nach dem äußerlich sichtbar werdenden Myzel, zum Teil auch nach der holundermarkähnlichen, beim Aufbrechen der Stücke erkennbaren Beschaffenheit des Puppeninhaltes identifiziert. Dem äußeren Erscheinungsbilde nach wurde die Verpilzung in der Regel durch *Spicaria farinosa* Fries. erzeugt. Es handelte sich also um eine echte Mykose. Der Anteil der verpilzten Puppen war hoch: im Gesamtdurchschnitt beim Spanner 35, bei der Eule 15, beim Schwärmer 27%.

Es fragt sich, ob und inwieweit das Auftreten namentlich der beiden letztgenannten Krankheitserscheinungen, denen ein erheblicher Anteil des unter Beobachtung genommenen Puppenmaterials zum Opfer fiel, durch die Versuchsbedingungen beeinflußt wurde. Es gibt drei Möglichkeiten:

1. Sämtliche im Lauf der Beobachtungszeit als verpilzt oder verjaucht erkannten Tiere waren bereits krank, als sie gesammelt wurden. Die Untersuchungsergebnisse entsprechen den Verhältnissen im Freiland unter der Voraussetzung, daß hier nach dem Sammeltermin keine Neuerkrankungen erfolgten.

2. Nur ein Teil der später als krank erkannten Tiere trug zu Beginn der Untersuchung die Krankheit in sich. Innerhalb der Beobachtungszeit traten Neuinfektionen auf, gefördert durch die verhältnismäßig dichte Lage der Tiere zueinander. Infiziert wurden diejenigen Puppen, welche eine entsprechende, unabhängig von den Versuchsbedingungen vorhandene Prädisposition besaßen. Auch in diesem Falle lassen die Versuchsergebnisse Rückschlüsse auf das tatsächliche Geschehen im Freiland zu, da sie zumindest Auskunft geben über die Anfälligkeit der Population gegenüber Krankheitserregern.

3. Die Tiere erkrankten wiederum zu mehr oder minder großem Anteil erst während der Beobachtungszeit. Die erforderliche Prädisposition wurde aber durch die Versuchsbedingungen hervorgerufen. Die Versuchsergebnisse geben in diesem Fall keine Auskunft über das Verhalten der Population unter natürlichen Verhältnissen.

Wegen ihrer ausschlaggebenden Bedeutung für die Beurteilung der noch vorzuführenden Untersuchungsergebnisse mußte diesen Fragen nachgegangen werden. Da eine unmittelbare Beantwortung nicht möglich war, wurde versucht, durch Heranziehung möglichst vieler Gesichtspunkte und Tatsachen ein Urteil zu gewinnen.

a) Die Möglichkeit der Übertragung von Krankheiten im Versuch war gegeben; es wurde nirgends steril gearbeitet. Krankheitskeime konnten in der jährlich neu aus dem Walde entnommenen Sandunterlage vorhanden sein oder in die im Freien stehenden Zuchtkäfige durch den Wind hereingetragen werden; sie konnten durch das Wasser beim Befeuchten von Sand und Filterpapier oder durch ausgeschlüpfte und umherkriechende Falter, Raupenfliegen usw. von Puppe zu Puppe geschleppt werden.

b) Es wurden nicht nur äußerlich gesund erscheinende Puppen in Beobachtung genommen, sondern auch solche, die sich durch abnorme Form oder Farbe als krank zu erkennen gaben, solange, bis sie nach Erscheinen des Myzels oder nach Aufplatzen und Austreten des jauchigen Körperinhalts in die Kategorien „verpilzt" oder „verjaucht" eingestuft werden konnten; vielfach schlüpften auch aus den „krank" aussehenden Puppen Parasiten. Sofort ausgeschieden wurden nur die Puppen, welche sich bei der ersten Bearbeitung des Materials bereits offensichtlich als verpilzt, verjaucht oder verletzt erwiesen. Bei den im Versuch behaltenen Puppen wurde in der Mehrzahl der Jahre vermerkt, ob sie gesund oder krank aussahen, wobei als „krank" alle abnorm aussehenden (aufgetriebenen, dunkel verfärbten usw.) Stücke verstanden wurden. Ein Vergleich dieser ersten Beurteilung mit dem tatsächlichen Versuchsergebnis zeigt im Hinblick auf den Anteil der Kranken folgendes Ergebnis:

Tabelle 27

Anteil der kranken Puppen (in %). Erste Beurteilung und späterer Befund

		1935	1936	1937	1938	1939	1943	1944	Mittel	Differenz
Kiefernspanner . .	beurteilt	37	14	19	51	38	16	10	26	49
	gefunden	60	59	67	97	86	77	79	75	
Forleule	beurteilt		12	7	26	24			17	20
	gefunden		14	20	46	68			37	
Kiefernschwärmer	beurteilt	57	20	26	12	9	7	15	23	39
	gefunden	58	46	71	45	67	71	73	62	

In allen Fällen ist der Prozentsatz der tatsächlich als krank erkannten Tiere größer gewesen als der zunächst nach äußerer Betrachtung beurteilte Anteil kranker Puppen. Der Unterschied zwischen Beurteilung und Befund kann auf der Unmöglichkeit beruhen, erkrankte Tiere in frühen Stadien der Erkrankung als solche zu erkennen; er kann aber auch durch spätere Entstehung der Krankheit bedingt sein.

c) Die Anteile der während der Beobachtungszeit erkannten verpilzten und verjauchten Puppen schwanken in den einzelnen Jahren beträchtlich. Diese Tatsache kann als Argument gegen das Vorliegen des oben genannten Falles 3 angesehen werden; denn wenn die für die Erkrankungen erforderliche Prädisposition allein durch die Versuchsbedingungen erzeugt wurde, die Versuchsbedingungen aber in allen Jahren die gleichen waren, müßte das Auftreten der verpilzten und verjauchten Tiere in den einzelnen Jahren einigermaßen gleichmäßig gewesen sein.

d) Die Puppen wurden regelmäßig im Dezember und Januar gesammelt und eingesandt; nur im Frühjahr 1940 wurden Puppen unter Beobachtung gestellt, die erst im März gesucht waren (S. 220); sie sind also 2—3 Monate weniger den Versuchsbedingungen ausgesetzt gewesen. In diesem Frühjahr zeigten die Spannerpuppen eine ungewöhnlich niedrige Sterblichkeit; der Prozentsatz geschlüpfter Falter war mit 66 der höchste in den Beobachtungsjahren. Dies deutet darauf hin, daß die Abkürzung des Aufenthalts im Zuchtkäfig sich günstig ausgewirkt hat, daß also die Versuchsbedingungen die Höhe der Sterblichkeit beeinflußt haben. Auf der anderen Seite wiesen Forleule und Kiefernschwärmer in diesem Frühjahr zwar auch eine geringe Sterblichkeit auf, die aber in anderen Jahren mit vollem Aufenthalt der Puppen in unnatürlichen Zuchtbedingungen noch unterboten wurde. Da bei Spanner und Eule die geringe Mortalität im Frühjahr 1940 mit einem Anstieg der Populationskurve zusammentraf, läßt sich auch in dieser Hinsicht ein Kausalzusammenhang annehmen und somit eine ungezwungene Erklärung finden, ohne daß die Versuchsbedingungen herangezogen zu werden brauchen.

e) Die Eulenfalter waren in den Puppen, als sie gesammelt wurden, schon voll entwickelt und begannen zu schlüpfen, kurz nachdem die Puppen in Beobachtung genommen waren, etwa von Mitte März ab; das Schlüpfen zog sich bis Ende Mai hin (Abb. 6). In

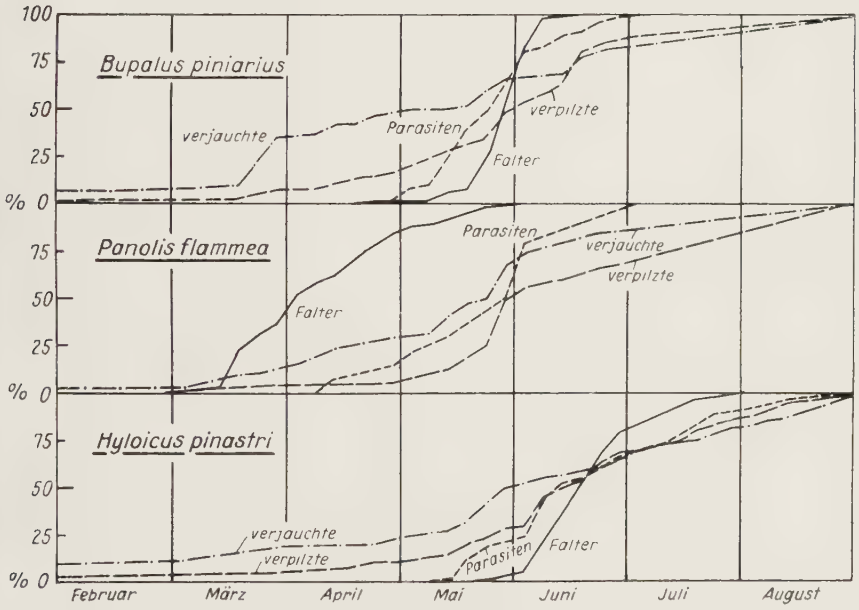


Abb. 6. Erscheinungszeiten von Faltern, Parasiten, verpilzten und verjauchten Puppen bei Kiefernspanner, Forleule und Kiefernschwärmer. Gesamtmaterial Schorfheide 1935 – 1945

dieser kurzen Zeit bestand kaum die Möglichkeit, daß sich die bis dahin gesunden Puppen, in denen die Falter sozusagen nur auf das Ausschlüpfen warteten, im Versuchskäfig infizierten. Beim Kiefernspanner erfolgte das Schlüpfen der Falter im allgemeinen von Anfang Mai bis Ende Juni, beim Kiefernschwärmer von Ende Mai bis Ende Juli (Abb. 6); bei diesen beiden Arten war die Möglichkeit von Neuerkrankungen eher gegeben. Be-

trachtet man daraufhin die im gesamten Material gefundenen Krankheitsprozente, so traten auf

	Forleule	Kiefernspanner	Kiefernschwärmer
	15	35	27 % verpilzte
und	19	26	10 % verjauchte

Stücke. Die Werte bei Forleule und Kiefernspanner entsprechen der Überlegung, daß eine durch die Versuchsbedingungen beeinflußte Verpilzung oder Verjauchung um so stärker in Erscheinung treten muß, je länger ursprünglich gesunde Puppen unter diesen Bedingungen gehalten wurden, je später die Schlüpfzeit der Falter begann. Im Widerspruch zu dieser Überlegung aber stehen die für den Schwärmer gefundenen Zahlen: obwohl seine Puppen noch länger im Versuchskäfig lagen als die des Spanners, ist ihr Verpilzungsprozent niedriger als beim Kiefernspanner, das Verjauchungsprozent sogar noch geringer als das der Eule. In die gleiche Richtung weisen die Zahlen der beiden letzten Spalten von Tabelle 27: der Unterschied zwischen beurteiltem und gefundenem Krankheitsprozent liegt beim Schwärmer in der Mitte zwischen den Angaben für Eule und Spanner. Man hat den Eindruck, daß die schwache Verpilzung der Eulenpuppen wohl im Zusammenhang steht mit der Kürze der Zeitdauer, die sie im Zuchtkäfig verbrachten, daß also die erkrankten Eulenpuppen im wesentlichen schon als kranke eingetragen wurden, daß aber bei Schwärmer und Spanner das Auftreten der Mykosen mehr von der spezifischen Anfälligkeit abhing als vom Einfluß der Versuchsbedingungen. Die Verjauchung ist sicherlich zum wesentlichen Teil auf unbemerkt gebliebene, beim Sammeln und bei der Bearbeitung der Puppen eingetretene Beschädigungen zurückzuführen: in dieser Hinsicht paßt es gut, daß die derben, dickwandigen Schwärmerpuppen den geringsten, die kleineren, aber auch gutchitinisierten Eulenpuppen einen mittleren und die feinhäutigen Spannerpuppen den größten Anteil verjauchter Stücke aufweisen.

f) In Abbildung 6 ist das zeitliche Auftreten der Falter und Parasiten sowie der verpilzten und verjauchten Puppen dargestellt, und zwar für das gesamte Material, ohne Berücksichtigung witterungsbedingter Abweichungen in den Einzeljahren. Für Falter und Parasiten war der Tag ihres Schlüpfens für die Darstellung maßgebend, für verpilzte und verjauchte Stücke der Tag, an dem das Auftreten der Krankheit durch Sichtbarwerden des Myzels oder durch Aufplatzen und Austritt der jauchigen Körperflüssigkeit, gegebenenfalls bei Berührung mit der Pinzette, klar erkannt wurde. In diesem Zusammenhang interessieren nur die verpilzten und verjauchten Puppen. Von ihnen waren regelmäßig bei Beginn der Untersuchung schon einige vorhanden, die nicht mehr in Beobachtung genommen wurden. Etwa von Mitte März bis Ende April ab beginnen die Anteile der verjauchten und verpilzten Puppen allmählich zuzunehmen, die der verjauchten eher und stärker als die der verpilzten; es mögen hier die schon mehrfach genannten, zunächst nicht bemerkten Verletzungen eine Rolle spielen, namentlich bei den empfindlichen Spannerpuppen, deren Verjauchungsprozent besonders früh und stark ansteigt. Der steilste Verlauf der Kurven und damit das Hauptsichtbarwerden verjauchter und namentlich verpilzter Tiere liegt in den Monaten Mai und Juni. Nach MÜLLER-KÖGLER (schriftliche Mitteilung) dürfte die Zeit zwischen Infektion der Puppen durch *Spicaria* und Absterben der Tiere bei massiger Infektion und Zimmertemperatur etwa 1—2 Wochen betragen; bis zum Auftreten der Coremien vergehen weitere 2 Wochen. Bei einer Durchschnittstemperatur von rund 8° C im Zeitraum März bis Mai wird man, wenn die allerdings an Raupen gewonnenen Befunde von MÜLLER-KÖGLER (15, 628) zugrunde gelegt werden, nahezu mit einer Verdreifachung dieser Zeiten gegenüber Zimmertemperatur von 20° C rechnen müssen. Die Infektion der Puppen, aus denen Ende Mai das Myzel auswuchs, würde dann 9—12 Wochen zurückliegen, also Anfang bis Ende März erfolgt sein. Da kurz vor diesem Zeitpunkt die Puppen genauestens untersucht und dabei alle Myzel oder gar Coremien aufweisenden, im übrigen nur in verschwindend kleiner Zahl vorkommenden Stücke ausgesondert worden waren, ist die Wahrscheinlichkeit einer Infektion zu diesem Termin gering. Es ist durchaus denkbar, daß die später als verpilzt erkannten Puppen den Krankheitserreger zu Beginn der Untersuchungen schon in sich trugen, also schon im Herbst des Vorjahres infiziert wurden. Verpilzte Puppen, die MÜLLER-KÖGLER im Herbst 1937 in Letzlingen sammelte, stammten aus der Population 1936 (schriftliche Mitteilung).

g) Wenn die Verpilzung, von einzelnen kranken Puppen ausgehend, vorwiegend während der Beobachtungszeit im Zuchtkäfig entstanden ist, müßten die verpilzten Tiere örtlich gehäuft auftreten; waren die Puppen schon vorher infiziert, müßte ihre Verteilung dem Zufall folgen. Die Gruben, in denen die Puppen lagen, waren in Reihen parallel den

Schmalseiten der Zinkwannen angeordnet. Es wurde am Beispiel Kiefernspanner auf Grund der Protokolle ermittelt, wie oft innerhalb der Reihen gesunde, parasitierte, verpilzte und verjauchte Puppen einzeln, zu zweien zusammen, zu dreien zusammen usw. lagen, und diese gefundene Verteilung mit der mathematisch errechneten Zufallsverteilung verglichen:

Tabelle 28

Beobachtete und errechnete Verteilung der Spannerpuppen

	Zahl der Puppen	In . . Fällen lagen zwischen anderen Puppen Stück													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
gesunde . .	355	150	39	19	8	4	—	—	1	—	1	—	—	—	beobachtet
		178	52	15	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	errechnet
		−28	−13	+4	+3	+3	−1	—	+1	—	+1	—	—	—	Differenz
parasitierte	87	70	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	beobachtet
		75	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	errechnet
		— 5	0	0	+1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Differenz
verpilzte .	449	137	49	26	12	3	4	4	1	—	—	—	—	1	beobachtet
		178	66	25	9	3	1	1	0	—	—	—	—	—	errechnet
		−41	−17	+1	+3	0	+3	+3	+1	—	—	—	—	+1	Differenz
verjauchte	321	134	46	9	7	3	3	1	—	—	—	—	—	—	beobachtet
		173	46	12	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	errechnet
		−39	0	−3	+4	+2	+3	+1	—	—	—	—	—	—	Differenz

Die Berechnung wurde von R. Buschner durchgeführt. Die beobachteten Werte entsprechen ungefähr den berechneten, sind aber regelmäßig bei den kleinen Gruppen zu niedrig, bei den größeren Gruppen zu hoch. Es kamen also mehr Häufungen erkrankter (und damit auch gesunder) Puppen vor, als der mathematischen Wahrscheinlichkeit entspricht. Daraus dürfte zu schließen sein, daß wenigstens teilweise während der Beobachtungszeit eine Ausbreitung der Krankheiten von Herden aus erfolgte.

h) Im Schrifttum finden sich Angaben über Verpilzung und Verjauchung von Puppen nur für die ersten Monate des Jahres. Nach Sachtleben (18) waren 1925 in Zossen im Januar 12%, im März 22% der Forleulenpuppen krank oder tot. Im Februar 1933 stellte Schwerdtfeger (25 III) in zwölf norddeutschen Forstämtern im Durchschnitt 1% verpilzte und 40% verjauchte Forleulenpuppen fest. Mitte März 1938 fand Subklew auf vier Versuchsflächen 1—8% verpilzte und 1—12% verjauchte Kiefernspannerpuppen; Engel ermittelte bei Spannerpuppen bis einschließlich März im Jahre 1937 ein Krankheitsprozent von 14, im Jahre 1938 ein solches von 36%. Schimitschek (20) fand im April/Mai 1940 während einer Spannergradation in der Slowakei 7% verpilzte und 13% verjauchte Puppen. Diese Zahlen entsprechen durchaus den zur gleichen Jahreszeit im Schorfheidematerial gefundenen Werten.

Faßt man alle angestellten Erwägungen zusammen, so läßt sich, ohne daß noch einmal auf Einzelheiten zurückgegriffen wird, folgern: Die Verjauchung der Puppen ist sicherlich zum erheblichen Teil eine Folge von Verletzungen, die beim Sammeln und Bearbeiten des Materials entstanden und zunächst unbemerkt blieben; insofern ist sie versuchsbedingt und kann im allgemeinen, namentlich wenn ihr Anteil in der üblichen, in den meisten Jahren recht gleichmäßigen Höhe bleibt, keine Beziehungen zum populationsdynamischen Geschehen im Freiland besitzen. Die in sehr wechselndem Anteil aufgefundenen verpilzten Puppen waren zum Teil schon krank, als sie eingetragen wurden; zum Teil wurden sie erst während der Beobachtungszeit infiziert, wobei die guten Infektionsmöglichkeiten im Zuchtkasten sicherlich eine fördernde Rolle spielten, im übrigen aber die von Jahr zu Jahr unterschiedliche, durch die Versuchsbedingungen nicht entscheidend beeinflußte Prädisposition der Tiere maßgeblich war; insofern können Rückschlüsse über Zusammenhänge zwischen Verpilzungsprozent und Populationsbewegung gezogen werden.

a) Kiefernspanner

Tabelle 29 bringt eine Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse, die sich auf die Mortalität der Puppen beziehen:

Tabelle 29
Sterblichkeit der Spannerpuppen. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der Puppen	davon in %										
		gesund	σ	2σ	3σ	D	ichneumoniert	tachiniert	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet
1935	70	40	6				7	3	10	29	18	3
1936	139	41	4	8	13	1	2	0	2	27	29	1
1937	156	33	4	8	11	8	10	8	18	28	17	4
1938	105	3	2	3	5	30	13	2	15	54	22	6
1939	42	14	5	11	16	11	7	5	12	43	26	5
1940	115	66	4	9	13	42	1	3	4	12	18	0
1941	494	20	2	4	5	46	3	2	5	34	36	5
1942												
1943	124	23	4				5	3	8	60	9	0
1944	19	21	9	19	28	2	5	0	5	74	0	0
Summe	1264	28					5	3	8	35	26	3

Im Durchschnitt aller Beobachtungsjahre sind vertrocknete, tachinierte und ichneumonierte Puppen in verhältnismäßig geringer Zahl aufgetreten; die Parasiten haben während der ganzen Zeit keine nennenswerte Rolle gespielt, Schlupfwespen haben sich stärker betätigt als Raupenfliegen. Sehr ins Gewicht fielen Verjauchung und vor allem Verpilzung der Puppen, die mit durchschnittlich 35% der stärkstaufgetretene Mortalitätsfaktor ist. Falter entließen im Durchschnitt 28% der Puppen.

In den Einzeljahren schwankt das Schlüpfprozent erheblich, zwischen den Extremen 3% (1938) und 66% (1940). Die starken Unterschiede von Jahr zu Jahr sind statistisch gesichert oder doch wahrscheinlich; nicht gesichert sind die geringen Differenzen 1935/36 und 1943/44. Betrachten wir nur den in seinen Schwankungen gesicherten oder wahrscheinlichen Teil der Schlüpfkurve von 1936 bis 1941, so ergibt sich eine erfreulich gute Übereinstimmung mit dem Gang der Populationsdichte (Abb. 7); die Kurven verlaufen völlig gleichsinnig, wenn man sich die Schlüpfkurve um ein Jahr nach rechts verschoben denkt.

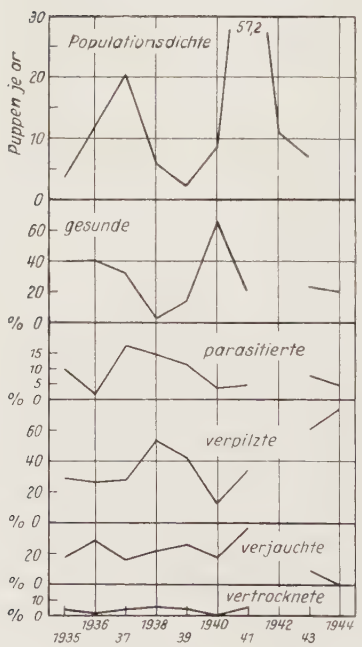


Abb. 7.
Populationsdichte und Mortalität des Kiefernspanners. Schorfheide 1935—1944

Die übrigen Kurven der Abbildung 7 lassen erkennen, was aus den Puppen, die keine Falter entließen, geworden ist. Parasitierte Puppen gab es, wie schon erkannt, stets relativ wenig. Doch ist der erste Abstieg der Schlüpfkurve 1936/37 offenbar auf das Ansteigen der Parasitierung zurückzuführen, da die anderen Mortalitätsfaktoren in diesem Jahr keine Zunahme erkennen lassen. In den folgenden Jahren sinkt die Parasitierung langsam ab; sie beeinflußt das Schlüpfprozent nicht mehr nennenswert. Von 1937/38 ab ist die Ver-

pilzung der Puppen der Faktor, welcher für die Unterschiede im Schlüpfprozent fast allein verantwortlich ist: die Verpilzungskurve ist nahezu die Reziproke der Schlüpfkurve. Die beiden restlichen Mortalitätsfaktoren, Verjauchung und Vertrocknung, spielen demgegenüber für die Dynamik der Schlüpfkurve kaum eine Rolle, trotz hohen, aber von Jahr zu Jahr ziemlich gleichmäßig bleibenden Anteils verjauchter Puppen. Nur der letzte Abstieg der Schlüpfkurve 1940/41 ist auch durch eine Zunahme des Verjauchungsprozentes bedingt.

In dem untersuchten Zeitraum haben also als Sterblichkeitserreger in jährlich ungefähr gleichbleibendem Maße gewirkt Parasitierung, Verjauchung und Vertrocknung; ihre Bedeutung für die Gesamtmortalität war beachtlich, namentlich verjauchte Puppen traten stets in bemerkenswertem Maße auf. Für die Dynamik der Schlüpfkurve aber war im wesentlichen verantwortlich die Verpilzung; in je einem Jahr spielten außerdem eine Rolle Parasitierung und Verjauchung.

Wie später (S. 251) gezeigt wird, ist in den ganzen Jahren *Anomalon biguttatum* nicht als Parasit gefunden worden. Das ist auffällig, weil diese Ophionine zu den regelmäßigen, allerdings in schwankender Häufigkeit vorkommenden Schmarotzern des Spanners gehört; in manchen Jahren, z. B. 1928/30 in Mecklenburg (Steiner), ist sie als Hauptparasit aufgetreten. *Anomalon biguttatum* überwintert in der Puppe als winzige Larve und entwickelt sich ungewöhnlich spät; die Imago erscheint erst im Juli und August. Es ist möglich, daß die Art auch im Schorfheidematerial vorhanden war, aber nicht zur Entwicklung kam, weil die parasitierten Puppen vorher verpilzten oder verjauchten, daß also die Parasitierung eine Prädisposition schuf, welche der Entstehung einer Mykose oder Bakteriose bei den günstigen Infektionsmöglichkeiten im Zuchtbehälter und der langen, zur Verfügung stehenden Zeit entgegenkam. Dann wäre die Zahl der parasitierten Stücke tatsächlich höher, die der verpilzten oder verjauchten niedriger gewesen. Ein Beweis, daß es sich in Wirklichkeit so oder nicht so verhielt, kann in keiner Weise beigebracht werden. Es mußte aber auf diese Möglichkeit einer Fehlbeurteilung der Untersuchungsbefunde hingewiesen werden. Übrigens ist der Haupteulenparasit, *Ernestia rudis*, auch nicht vorgekommen, obwohl die als Tönnchen überwinternde Tachine ebenso gut hätte gefunden werden müssen wie andere Tachinenarten, die das Material oft in großer Zahl enthielt. In diesem Fall ist also das Fehlen des Hauptparasiten erwiesen.

Zur Ergänzung sind nachstehend einige Angaben über Puppensterblichkeit aus dem Schrifttum unter Berücksichtigung des jeweiligen Gradationsstadiums zusammengestellt:

Tabelle 29 a

Puppensterblichkeit des Kiefernspanners nach Schrifttumsangaben

Gradationsstadium	Ort	Jahr	Puppen in %					Autor
			gesund	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet	
Latenz	Mecklenburg	1931		24				9
"	"	1938	43	31				11
Progradation	Slowakei	1940	66	14	7	13	0	20
"	Letzlinger	1937	77	9	1	10	3	6
"	Heide	1937	88	5	1	6	0	Akten S.
Retrogradation	"	1938	41	44	4	8	0	34
"	"	1930	15	85				21

Die Zahlen sind mit denjenigen aus der Schorfheide insofern nicht voll vergleichbar, als sie fast sämtlich aus Puppenuntersuchungen in den ersten Monaten des Jahres und nicht aus Zuchten stammten; möglicherweise hätte sich der Anteil an verpilzten und verjauchten Puppen bis zum Schlüpfen der Falter noch erhöht. Vergleichbar sind aber — vermutlich — die Parasitierungsprozente; sie sind verständlicherweise während der Progradation gering, während der Retrogradation hoch. Auffallend ist die verhältnismäßig starke Parasitierung, die Friederichs (9, 11) im eisernen Bestande fand; allerdings lag der erste Befund ein Jahr nach dem Zusammenbruch einer Kalamität, und dem Jahre 1938 mag auch — wie in

der Schorfheide — eine kleine Massenvermehrung vorausgegangen sein, so daß es sich um Auswirkungen des bei der Retrogradation wirksamen hohen Parasitenbestandes handeln mag. Hervorzuheben ist, daß FRIEDERICHS mit sehr sorgfältiger Methode arbeitete und wohl sämtliche Parasiten, auch die winzigen, nicht immer restlos erkannten Ophioninen erfaßte. Bemerkenswert ist ferner, daß FRIEDERICHS 1931 im eisernen Bestand fast doppelt soviel tachinierte wie ichneumonierte Puppen fand, während das Verhältnis 1938 — wie allgemein in der Schorfheide — umgekehrt war.

b) Forleule

Die Ergebnisse der Mortalitätsuntersuchungen bei der Forleule sind in Tabelle 30 zusammengestellt:

Tabelle 30

Sterblichkeit der Eulenpuppen. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der Puppen	davon in %								
		gesund	σ	2σ	3σ	D	ichneumoniert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet
1935	8	75					—	—	—	25
1936	42	60	8				5	9	12	14
1937	150	80	3	7	10	20	2	5	12	1
1938	118	54	5	9	14	26	10	11	18	7
1939	22	32	10	20	30	22	5	9	54	0
1940	56	64	6	13	19	32	5	2	29	0
1941	181	31	3	7	10	33	2	33	20	14
1942										
1943	9	89					0	0	11	0
1944	2	50					0	50	0	0
Summe	588	55					4	15	19	7

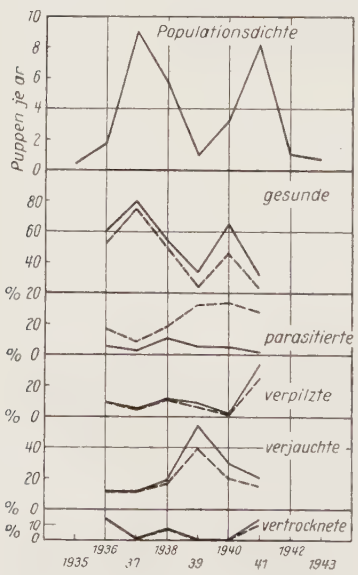


Abb. 8. Populationsdichte und Mortalität der Forleule. Schorfheide 1935—1943. Gestrichelte Kurven: einschließlich *Banchus* und *Enicospilus*

Im Durchschnitt der Beobachtungsjahre ist der Anteil der geschlüpften Falter wesentlich höher, fast genau doppelt so groß wie beim Kiefernspanner. Parasitierung und Vertrocknung spielen wiederum eine geringe Rolle; an Parasiten sind nur Schlupfwespen erschienen, keine Raupenfliegen. Der Anteil verpilzter und verjauchter Puppen ist beachtlich, aber geringer als beim Spanner.

In den Einzeljahren schwankt das Schlüpfprozent zwischen 31 und 89 bzw., wenn wir 1935 und die Jahre nach 1941 unbeachtet lassen, weil in ihnen weniger als 10 Puppen unter Beobachtung standen, zwischen 31 und 80. Die Unterschiede von Jahr zu Jahr sind im Zeitraum 1936 bis 1941 gesichert bzw. (1938/39) wahrscheinlich.

Die Schlüpfkurve entspricht in ihrer Tendenz der Bevölkerungskurve, auffälligerweise aber bis 1940 nicht — wie beim Spanner — mit einem Jahr Vorsprung (Abb. 8). Hierauf wird später noch einzugehen sein.

Überblickt man die Kurven der Mortalitätsfaktoren, so ergibt sich ein durchaus anderes Bild als beim Spanner; hier ist nicht im wesentlichen ein Faktor ausschlaggebend für die Bewegungen der Schlüpfkurve. Die in den Puppen gefundenen Parasiten sind offenbar ohne Einfluß geblieben; zählt man aber die gefundenen Kokons der außerhalb der Wirtstiere überwinternden Eulenparasiten *Banchus femoralis* und *Enicospilus ramidulus* (s. u. S. 252) hinzu, so entspricht der Abstieg der Schlüpfkurve 1937/39 einem starken Anstieg der Parasitenkurve (gestrichelte Kurven in Abb. 8). Gleichzeitig nimmt auch der Anteil verjauchter Puppen erheblich zu, so daß der Abfall des Schlüpfprozentes im Zeitraum 1937/39 auf die Zunahme von Parasitierung und Verjauchung zurückgeführt werden muß. Der Anstieg der Schlüpfkurve 1936/37 korrespondiert mit einem Absinken von Parasitierung und Vertrocknung. Der Zunahme der geschlüpften Tiere 1939/40 entspricht eine Verringerung der Verjauchung, die Abnahme der Falter 1940/41 korrespondiert mit einem Anwachsen von Verpilzung und Vertrocknung, das sogar eine gleichzeitige Minderung von Parasitierung und Verjauchung unwirksam macht. In dem kurzen untersuchten Zeitraum von 6 Jahren haben also alle in Frage kommenden Mortalitätsfaktoren die Dynamik der Schlüpfkurve maßgeblich beeinflußt, wobei in dem einen Jahr der eine, im anderen Jahr der andere Faktor in Erscheinung trat.

Einige — nur aus Gradationszeiten vorliegende — Schrifttumsangaben sind in Tabelle 31 zusammengestellt:

Tabelle 31

Puppensterblichkeit der Forleule nach Schrifttumsangaben

Gradationsstadium	Ort	Jahr	Puppen in %					Autor
			gesund	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet	
Progradation	Heideck	1930	36—46	31—43	17—33			13
"	Leussow	1932	79	5	16			10
"	Neuendorf	1932	90	3	1	6		23
"	Gräfenhainichen	1937	54	31	1	8	6	26
"	Karlslust	1931	84	6	10	—	—	19
Retrogradation	Preußen	1933	82	12	1	4	1	25
"	Zossen	1925	69	17	14			18

Im Vergleich mit den entsprechenden Werten des eisernen Bestandes der Schorfheide sind die Anteile der erkrankten Puppen im allgemeinen niedriger, die der parasitierten höher; das mag zum Teil durch unterschiedliche Versuchsmethoden und verschieden lange Beobachtungszeit bedingt sein (s. S. 247). Auffallend ist, daß sich Progradation und Retrogradation nicht grundsätzlich im Parasitierungsprozent unterscheiden, wie es beim Spanner gefunden wurde. Es muß allerdings einmal dahingestellt bleiben, ob die Einstufung in das Gradationsstadium in allen Fällen richtig erfolgte. Und weiterhin sind in den parasitierten Puppen die außerhalb der Puppen überwinternden Eulenschmarotzer nicht erfaßt worden, die im allgemeinen eine größere Rolle spielen und häufig für die Retrogradation verantwortlich waren. Nur ein Beispiel: den in der Tabelle erfaßten 443 gesunden, parasitierten und verpilzten Puppen in Karlslust 1931 standen auf gleicher Fläche 138 Kokons von *Banchus femoralis* und 3094 Tönnchen von *Ernestia rudis* gegenüber (19).

c) Kiefernschwärmer

In Tabelle 32 sind die Ergebnisse der Sterblichkeitsuntersuchungen beim Kiefernschwärmer zusammengestellt:

Tabelle 32
Sterblichkeit der Schwärmerpuppen. Schorfheide 1935—1945

Jahr	Zahl der Puppen	davon in %											
		gesund	σ	2 σ	3 σ	D	ichneumoniert	tachiniert	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet	überliegend
1935	19	42	11				21	5	26	11	5	16	—
1936	91	54	5	10	16	12	10	6	16	20	8	0	2
1937	137	29	4	8	13	25	21	6	27	18	5	0	21
1938	151	55	4	8	12	26	3	13	16	26	2	0	1
1939	104	33	5	9	14	22	6	0	6	32	19	10	—
1940	172	53	4	8	11	20	8	7	15	24	8	0	—
1941	116	35	4	9	13	18	7	3	10	39	16	0	—
1942	66	21	5	10	15	14	1	17	18	41	20	0	—
1943	140	29	4	8	11	8	9	20	29	29	13	0	—
1944	59	27	6	12	17	2	19	19	38	29	5	1	—
Summe	1055	40					9	10	19	27	10	1	3

Im Beobachtungszeitraum haben durchschnittlich 40% der Puppen Falter entlassen; hinsichtlich des Gesundheitszustandes steht damit der Schwärmer in der Mitte zwischen Spanner und Eule. Die Parasitierung ist mit durchschnittlich 19% höher als bei den beiden vorher besprochenen Arten; der Anteil von Ichneumonierung und Tachinierung schwankt zwar in den Einzeljahren sehr, ist aber im Mittel ungefähr gleich. Verpilzung und Verjauchung sind auch beim Schwärmer die gewichtigsten Mortalitätsfaktoren, ohne daß sie die hohen Werte beim Spanner aufweisen. Die Vertrocknung spielt im Durchschnitt der Jahre keine Rolle. Bei den anderen Arten nicht beobachtet wurde das Vorkommen überliegender Puppen, die beim Schwärmer im Mittel zu 3% auftraten.

In den einzelnen Jahren schwankt das Schlüpfprozent zwischen 21 und 55. Statistisch gesichert oder zumindest wahrscheinlich sind die Bewegungen der Schlüpfkurve von 1935 bis 1942 (Abb. 9). Dieser Teil der Schlüpfkurve läuft — wie bei der Forleule — im wesentlichen gleichsinnig mit dem entsprechenden Stück der Populationskurve.

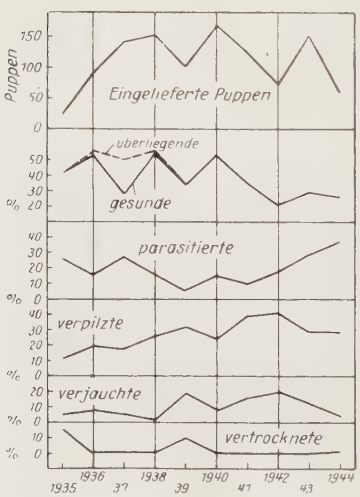


Abb. 9. Eingelieferte Puppen und Mortalität des Kiefernschwärmers. Schorfheide 1935—1944

Maßgeblich für die Aufwärtsbewegung der Schlüpfkurve 1935/36 war das Absinken von Parasitierung und Verjauchung. Die geringe Zahl schlüpfender Falter 1937 ist — abgesehen von einer kleinen Erhöhung der Parasitierung — bedingt durch einen verhältnismäßig großen Anteil überliegender Tiere. Mit den Bewegungen der Schlüpfkurve im Zeitraum 1938 bis 1942 korrespondieren umgekehrte Bewegungen der Kurven für Verpilzung, Verjauchung und zeitweise auch für Vertrocknung. Diese Faktoren sind offenbar im wesentlichen für die Schwankungen der Schlüpfkurve verantwortlich gewesen, während die Parasitierung in dieser Hinsicht ziemlich bedeutungslos blieb.

Eine besondere Erscheinung ist das Überliegen von Puppen, das während des zehnjährigen Zeitraums nur in 3 Jahren beobachtet wurde: 1936 mit dem geringen Anteil von 2%, im folgenden Jahr 1937 mit 21% und 1938 wieder mit 1%. Erörterungen über mutmaßliche Kausalzusammenhänge sollen unten angestellt werden.

An den 29 im Jahre 1937 überliegenden Puppen wurden einige Beobachtungen angestellt, die am besten hier mitgeteilt werden. Die Puppen lagen in unentwickeltem Zustand über: der Körperinhalt einer aus der Wintersuche 1936/37 stammenden, Mitte September 1937 geöffneten Puppe war grünflüssig und enthielt viel Fett und Ansätze von Muskeln und Darm. Die anderen 28 Puppen blieben unter den gleichen Verhältnissen unter Beobachtung. 1938 schlüpften 3 Männchen und 2 Weibchen zwischen dem 27. 6. und 16. 7., also zur üblichen Schlüpfzeit des Schwärmers (s. S. 261); sie hatten genau 1 Jahr übergelegen. Von den übrigbleibenden 23 Puppen waren 21 oder 75% in der Zeit zwischen September 1937 und Anfang Mai 1938 an Verpilzung eingegangen; 2 Puppen (7%) schienen Anfang Mai noch gesund, entließen aber keine Falter mehr; von den 28 Puppen ergaben also nur 18% Falter. Die äußerlich gesund erscheinenden Puppen verloren in der Zeit vom 2. 2. bis 18. 9. 37 im Durchschnitt 4,1% (n = 26), in der Zeit vom 2. 2. 1937 bis 15. 5. 1938 im Mittel 8,3% (n = 7) ihres Gewichts. Die Gewichtsabnahme war in dem erstgenannten Zeitraum für Männchen und Weibchen (n = 11 bzw. 15) gleich; für die zweitgenannte Zeitspanne ließ die geringe Zahl der Versuchstiere keine Aufteilung in Geschlechter zu.

d) Parasiten

Eingangs wurde bereits gesagt, daß die Sammlungen geschlüpfter Parasiten verloren gegangen sind und somit eine Determination nicht möglich war, soweit sie nicht schon vorher stattgefunden hatte; dies war glücklicherweise in verhältnismäßig großem Umfang der Fall. Immerhin sind die nachstehenden Zusammenstellungen über die gefundenen Parasiten aus dem genannten Grunde lückenhaft.

aa) Die Parasiten der drei Schädlingsarten

Aus Puppen des Kiefernspanners wurden gezogen:

27mal *Ichneumon nigritarius* Grav.
2mal *Ichneumon bilunulatus* Grav.
6mal *Heteropelma calcator* Wesm.
5mal *Carcelia rutilla* B. B.
6mal *Lydella nigripes* Fall.[4])
1mal *Phryxe vulgaris* Fall.

Es sind die üblichen Arten, die sonst immer als Parasiten des Kiefernspanners gefunden werden; nur *Phryxe vulgaris* ist bei Escherich nicht als Spannerparasit genannt. Weitaus am häufigsten war *Ichneumon nigritarius*. Auffällig ist das Fehlen von *Anomalon biguttatum* Grav., der bei verschiedenen Spannergradationen als Hauptparasit aufgetreten ist; da sein Schlüpftermin sehr spät, im Juli und August, liegt, besteht die Möglichkeit, daß die von ihm parasitierten Puppen der gerade beim Spanner stark aufgetretenen Verpilzung zum Opfer fielen (s. o. S. 247).

[4]) Wohl richtiger *L. piniariae* Htg. (vgl. Sachtleben, Festschrift Appel, Biol. Zentralanstalt, Berlin-Dahlem 1947).

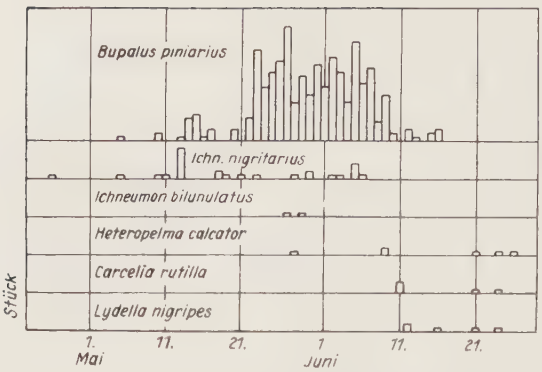


Abb. 10. Erscheinungszeiten der Imagines des Kiefernspanners und seiner Parasiten. Gesamtmaterial Schorfheide 1935–1944

In Abbildung 10 sind die Erscheinungszeiten der Parasiten sowie des Wirtes im Imaginalstadium zusammengestellt. Die geringe Zahl der Parasiten erlaubte nicht, die Schlüpfdaten nach Beobachtungsjahren aufzuteilen; die vorgeführten Daten beziehen sich also auf den ganzen Untersuchungszeitraum. Die Darstellung spricht für sich selbst, so daß sich eine Erläuterung erübrigt. Die Erscheinungszeiten entsprechen im großen ganzen den von STEINER gefundenen.

Aus Puppen der Forleule schlüpften

2mal *Ichneumon pachymerus* Htg.
2mal *Ichneumon bilunulatus* Grav.
2mal *Ichneumon nigritarius* Grav.
1mal *Ichneumon annulator* F.
2mal *Exochilum circumflexum* L.
4mal *Plectocryptus arrogans* Grav.
1mal *Aphanistes armatus* Wesm.
1mal *Amblyteles rubroater* Ratz.

Außerdem schlüpften aus eingesandten Kokons

26 *Banchus femoralis* Thoms und
14 *Enicospilus ramidulus* L.

Auffallend ist, daß sich unter den verhältnismäßig zahlreich eingesandten Tachinentönnchen (s. u.) nicht ein einziges Mal *Ernestia rudis* Fall. fand;

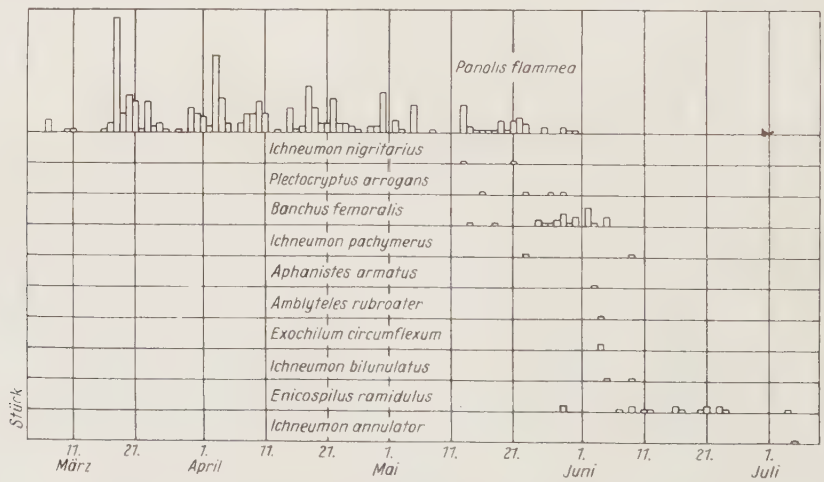


Abb. 11. Erscheinungszeiten der Imagines der Forleule und ihrer Parasiten. Gesamtmaterial Schorfheide 1935–1944

diese Tachine, die bei Massenvermehrungen der Forleule regelmäßig in großen Mengen vorkommt und oft ein ausschlaggebender Faktor der Retrogradation war, hat im eisernen Bestand der Forleule keinerlei Rolle gespielt.

Die Erscheinungszeiten der Imagines, bezogen auf den ganzen Beobachtungszeitraum, gibt Abbildung 11 wieder.

Aus Puppen des Kiefernschwärmers wurden gezogen

22mal *Ichneumon fusorius* L.
1mal desgl. var. *mediofulvus*
36mal *Aphanistes ruficornis* Gr.
90mal *Exorista cincinna* Rond.
78mal *Phryxe vulgaris* Fall.
124mal *Phryxe erythrostoma* Htg.
1mal *Carcelia rutilla* B. B.

Exorista cincinna Rond. (det. E. O. Engel) und *Carcelia rutilla* B. B. (det. D. Jacentkowskij) sind bei Baer nicht als Schmarotzer des Kiefernschwärmers genannt. Die Individuenzahlen der Schwärmerparasiten sind wesentlich höher als die der aus Spanner- und Eulenpuppen gezogenen Schmarotzer; es ist allerdings zu beachten, daß die Tachinen stets zu mehreren aus einer Schwärmerpuppe schlüpften.

Die Erscheinungszeiten der Schwärmerparasiten sind in Abbildung 12 zusammengestellt.

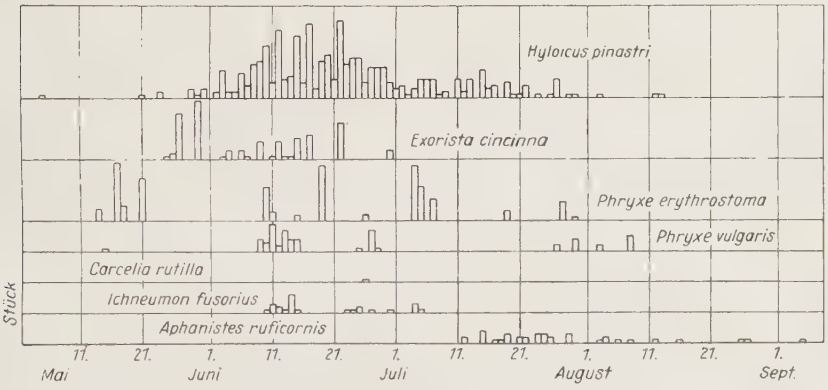


Abb. 12. Erscheinungszeiten der Imagines des Kiefernschwärmers und seiner Parasiten. Gesamtmaterial Schorfheide 1935—1944

Außer den bisher genannten parasitierten Puppen und Schlupfwespenkokons wurden während des Beobachtungszeitraums noch ein Ichneumonidenkokon eingesandt, aus dem

Xenoschesis fulvipes Grav.

am 25. 5. 1940 schlüpfte, sowie 111 freiliegend gefundene Tachinentönnchen; von den aus ihnen geschlüpften Imagines wurden bestimmt:

Ernestia strenua Mg., 1 Stück, geschlüpft 15. 5. 1936;
Frontina laeta Mg., 1 Stück, geschlüpft 1. 7. 1940;
Gonia fasciata Mg., 27 Stück, Schlüpfkurve Abbildung 14;

Parasetigena segregata Rond., 2 Stück, geschlüpft 23. 5. 1937 und 19. 5. 1938;

Phryxe vulgaris Fall., 1 Stück, geschlüpft 26. 6. 1940.

Von der letztgenannten Art, die in größerer Zahl aus Schwärmerpuppen schlüpfte, ist bekannt, daß sie auch außerhalb des Wirtes in Tönnchen überwintern kann (BAER).

bb) Besondere Beobachtungen an Parasiten

Ichneumon nigritarius

Von 18 Exemplaren, an denen das Geschlecht ermittelt wurde, waren 10 Männchen und 8 Weibchen.

Aphanistes ruficornis

Unter 19 Stück fanden sich 5 Männchen und 14 Weibchen.

Banchus femoralis

Die jährlich eingesandten Kokons von *Banchus* (und von *Enicospilus*) wurden in der gleichen Weise behandelt wie die Schmetterlingspuppen. Ihre Zahl und ihre Sterblichkeit sind in Tabelle 33 dargestellt:

Tabelle 33
Sterblichkeit der *Banchus*-Kokons Schorfheide 1935—1943

Jahr	Zahl der Kokons	davon					
		gesund	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet	überliegend?
1935	1	—	—	—	—	1	—
1936	1	—	—	—	—	1	—
1937	3	—	—	—	3	—	—
1938	4	1	—	1	—	1	1
1939	6	?	1	?	?	?	?
1940	13	3	?	1	1	1	?
1941	51	20	—	15	15	—	1
1942	9	2	?	?	?	?	?
1943	5	1	—	2	—	2	—
in %		36	1	26	26	8	3

Die Stückzahlen sind im allgemeinen klein; nur 1940/41 ist eine kleine Gradation zu erkennen. Wegen der geringen Zahlen war für die Einzeljahre weder eine Umrechnung in Prozente noch ein Vergleich untereinander möglich. Für die Jahre 1939, 1940 und 1942 liegen nur Teilergebnisse vor. In der untersten Zeile der Tabelle ist, soweit Werte vorhanden sind, für den Gesamtzeitraum die prozentuale Verteilung der Sterblichkeitsursachen angegeben. Das Schlüpfprozent entspricht mit 36 den bei den Lepidopteren ermittelten Werten; ebenso stimmt damit überein, daß Verpilzung und Verjauchung als Mortalitätserzeuger an erster Stelle stehen. Ein Hyperparasit wurde nur einmal beobachtet. Der Anteil der vertrockneten Kokons ist verhältnismäßig gering. Die beiden als überliegend bezeichneten Stücke wurden am 5. 7. 1938 mit einer dem äußeren Anschein nach gesunden Larve bzw. am 22. 9. 1941 mit einer anscheinend ebenfalls gesunden Wespe im Kokon gefunden; ob es sich tatsächlich um ein Überliegen handelt, muß dahingestellt bleiben, da die Kokons nicht weiter beobachtet wurden.

Von 17 im Jahre 1941 geschlüpften und daraufhin untersuchten Tieren waren 8 Männchen und 9 Weibchen; der Weibchenanteil betrug also 53%.

Die Kokongewichte sämtlicher 93 Stücke lagen zwischen 65 und 208 mg, im Durchschnitt bei 131 mg. 26 gesunde Kokons, aus denen Wespen schlüpften, wogen 102 bis 160, im Mittel 132 mg. Unterschiede im Kokongewicht der einzelnen Jahre scheinen zu bestehen, doch waren sie wegen der geringen Stückzahlen in keinem Fall statistisch gesichert oder auch nur wahrscheinlich.

Enicospilus ramidulus

Die Zahl der jährlich eingesandten Kokons und ihre Sterblichkeit sind in Tabelle 34 zusammengestellt:

Tabelle 34
Sterblichkeit der *Enicospilus*-Kokons Schorfheide 1935—1943

Jahr	Zahl der Kokons	davon					
		gesund	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet	überliegend?
1935	1	—	—	—	1	—	—
1936	5	1	—	—	4	—	—
1937	8	4	—	—	2	—	2
1938	7	4	?	?	?	1	1
1939	3	?	?	?	?	?	?
1940	11	2	?	?	?	?	?
1941	15	7	—	—	8	—	—
1942	2	?	?	?	?	?	?
1943	1	—	—	—	—	1	—
in %		48	—	—	39	5	8

Auch hier fehlt ein Teil der Befunde. Die allgemein geringen Stückzahlen lassen eine schwache Vermehrung 1940/41 — wie bei *Banchus* — erkennen. Anteilmäßige Berechnung der in den Einzeljahren aufgetretenen Mortalität und ihr Vergleich untereinander erwiesen sich wiederum der kleinen Individuenmengen wegen als unmöglich. Im Durchschnitt aller Jahre waren — soweit Werte vorlagen — 48 % der Kokons gesund und 39 % verjaucht; es fand sich kein verpilztes und auch kein hyperparasitiertes Stück. Die Vertrocknung hielt sich mit 5 % im üblichen Rahmen. In den drei als überliegend bezeichneten Kokons fand sich am 26. 6. 1937 bzw. 19. 9. 1937 bzw. 5. 7. 1938 je eine äußerlich gesund aussehende Larve; wie weit es sich tatsächlich um ein Überliegen handelt, muß auch hier offenbleiben.

Die Kokongewichte sämtlicher 53 Stücke betrugen 54 bis 269, im Mittel 192 mg. Die Gewichte von 14 gesunden Kokons, die Wespen entließen, lagen zwischen 172 und 242, im Durchschnitt bei 212 mg. Auch hier ließen die geringen Stückzahlen keine statistische Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit für die in den Einzeljahren sich zeigende Gewichtsunterschiede zu.

Tachinen

Die Sendungen enthielten regelmäßig (meist wenige) Exemplare von frei im Boden überwinternden Tachinentönnchen[1]). Da sie sich nur zum kleineren Teil nach geschlüpften Fliegen determinieren ließen, sollen sie zunächst in ihrer Gesamtheit betrachtet werden. Tabelle 35 veranschaulicht die jährlich gefundenen Zahlen und die Sterblichkeit der Tönnchen:

[1]) Die Tönnchen können zum Teil auch anderen *Cyclorhapha* als den *Tachinidae* angehört haben; da aber die rund 30%, deren geschlüpfte Imagines determiniert werden konnten, sich sämtlich als solche von Tachinen erwiesen, wird unterstellt, daß auch die übrigen oder ihre überwiegende Mehrzahl Tachinentönnchen waren.

Tabelle 35
Sterblichkeit der Tachinen-Tönnchen Schorfheide 1935—1943

Jahr	Zahl der Tönnchen	davon				
		gesund	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet
1935	1	1	—	—	—	—
1936	34	15	1	13	4	1
1937	56	31	7	12	5	1
1938	2	1	?	?	?	?
1939	2	?	?	?	?	?
1940	5	5	—	—	—	—
1941	4	2	?	1	?	?
1942	2	2	—	—	—	—
1943	5	—	—	2	—	3
in %		54	7	26	8	5

Hinsichtlich der prozentualen Berechnung und des Vergleichs der Jahre untereinander gilt das oben Gesagte.

Die Reihe der fast stets kleinen Stückzahlen wird durch hohe Werte in den Jahren 1936 und 1937 unterbrochen. In diesen beiden Jahren wurden fast ausschließlich durch ihre besondere Gestalt gekennzeichnete, keulenförmige Tönnchen gefunden, die in den anderen Jahren fehlten; 27 aus ihnen geschlüpfte Imagines wurden sämtlich von E. O. ENGEL als *Gonia fasciata* Mg. bestimmt; diese Art, die auch in der Forleule parasitiert (ESCHERICH), hat also 1936/37 eine ausgesprochene Massenvermehrung gezeigt. Die übrigen Arten — determiniert wurden noch einige Stücke als *Ernestia strenua* Mg., *Frontina laeta* Mg., *Parasetigena segregata* Rond. und *Phryxe vulgaris* Fall. — sind während des ganzen Beobachtungszeitraums nur in wenigen Exemplaren aufgetreten (*Phryxe vulgaris* allerdings in großer Zahl überwinternd in Schwärmerpuppen).

Die Sterblichkeit der Tachinentönnchen war bei einem Schlüpfprozent von 54 verhältnismäßig gering. Am stärksten beteiligt war mit 26% die Verpilzung, während Parasitierung, Verjauchung und Vertrocknung mit ungefähr gleichen, zwischen 5 und 8% liegenden Anteilen in geringerem Maße auftraten. Zwei am 7. 6. 1936 aus Tachinentönnchen geschlüpfte Hyperparasiten wurden als *Microcryptus* sp. bestimmt.

Phryxe vulgaris

Im Frühjahr 1940 dauerte bei den in Schwärmerpuppen überwinternden Tieren die Zeit zwischen dem Erscheinen der Tönnchen und dem Ausfliegen der Imagines 30 bis 39, im Mittel 35 Tage.

Phryxe erythrostoma

Von 124 geschlüpften Stücken waren 54 Männchen und 70 Weibchen; der Weibchenanteil betrug also 56%.

Abbildung 13 veranschaulicht die Erscheinungszeiten der Raupenfliegen in den Jahren 1942 und 1944. Bemerkenswert ist einmal die recht unterschiedliche Lage der Kurvenpaare: 1942 erscheint die Hauptmasse der Fliegen Mitte Mai und in wenigen Tagen; 1944 verlief das

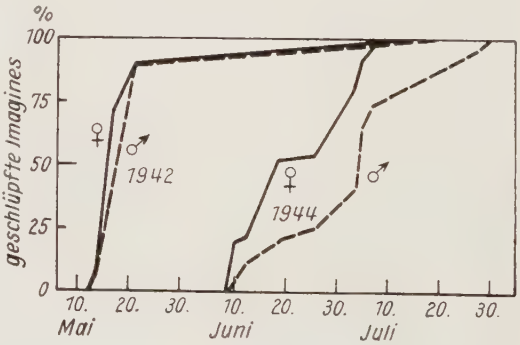


Abb. 13. Schlüpfkurven von *Phryxe erythrostoma*. 1942 und 1944

Schlüpfen weniger stürmisch: es erstreckte sich von Anfang Juni bis Ende Juli. Bemerkenswert ist ferner, daß in beiden Jahren die Weibchen im Durchschnitt früher schlüpften als die Männchen; die Art scheint also protogyn zu sein.

Gonia fasciata

Abbildung 14 bringt in zwei Kurven die Daten für das Schlüpfen der Imagines im Jahre 1937 und für das Absterben der im Zwinger gehaltenen Tiere. Im Durchschnitt betrug die Lebensdauer 24 Tage.

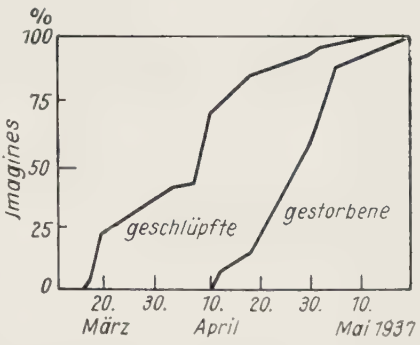


Abb. 14. Schlüpf- und Sterbekurve der Imagines von *Gonia fasciata*. 1937

e) Andere Lepidopteren

Neben den die Hauptmasse ausmachenden Puppen der drei oben ausführlich behandelten Lepidopteren-Spezies enthielten die Einsendungen regelmäßig Puppen anderer Schmetterlingsarten in meist geringer Zahl. Auch hier ist eine sofortige Determination nur in wenigen Fällen erfolgt; die ursprünglich vorgesehene nachträgliche Bestimmung machte der Verlust der Sammelkästen unmöglich.

Tabelle 36 gibt eine Übersicht über die Zahl und die Sterblichkeit dieser Lepidopteren-Puppen ohne Berücksichtigung ihrer Artzugehörigkeit:

Tabelle 36
Zahl und Sterblichkeit der Lepidopteren-Puppen. Schorfheide 1935—1943

Jahr	Zahl der Puppen	davon					
		gesund	parasitiert	verpilzt	verjaucht	vertrocknet	überliegend
1935	1	?	?	?	?	?	?
1936	18	3	2	6	4	1	2
1937	1	1	—	—	—	—	—
1938	2	?	?	?	?	?	?
1939	9	8	—	1	—	—	—
1940	19	9	—	6	4	—	—
1941	37	8	2	13	12	2	—
1942	57	?	?	?	?	?	?
1943	30	5	3	16	6	—	—
1944	3	1	—	2	—	—	
1945	2	?	?	?	?	?	?
in %		30	6	37	22	3	2

Besonders stark traten diese Lepidopteren in den Jahren 1941 bis 1943 auf. Ihr Schlüpfprozent war mit durchschnittlich 30 relativ gering. Unter den Mortalitätsfaktoren standen wie bei den früher besprochenen Arten an erster Stelle Verpilzung und Verjauchung mit durchschnittlich 37 und 22%; parasitiert und vertrocknet waren nur 6 bzw. 3%.

Im Frühjahr 1942 wurden 49 Geometriden-Puppen determiniert und ihre Gewichte ermittelt; es ergab sich folgendes:

Tabelle 37

Puppengewichte von Geometriden (in mg). Schorfheide 1942

Art	Männchen				Weibchen			
	Zahl	Minimum	Maximum	Mittel	Zahl	Minimum	Maximum	Mittel
Hematurga atomaria L.	1			94	3	36	74	58
Boarmia crepuscularia Schiff.	6	109	173	133	10	107	192	134
Semiothisa liturata Cl.	19	56	175	119	10	72	188	120

B. Erscheinungszeiten der Falter

a) Kiefernspanner

Die Zeiträume, innerhalb deren die Spannerfalter in den einzelnen Jahren schlüpften und abstarben, sind in Abbildung 15 getrennt für Männchen und Weibchen dargestellt. Anfang und Ende der Schlüpf- und Sterbezeiten sowie die durch schwarze bzw. weiße Quadrate gekennzeichneten gewogenen arithmetischen Mittel der Zeitspannen sind naturgemäß in den einzelnen Jahren unterschiedlich und wohl in erster Linie von der Temperatur abhängig. Die Abweichungen der Monatsmittel der Lufttemperatur vom langjährigen Durchschnitt in Eberswalde wurden berechnet einmal für April, also den Monat, welcher dem Schlüpfen vorausging, und weiterhin für April einschließlich Mai, damit auch die Zeit zu Beginn des Schlüpfens erfaßt wurde. Anfangszeiten und Mittel des Schlüpfens ent-

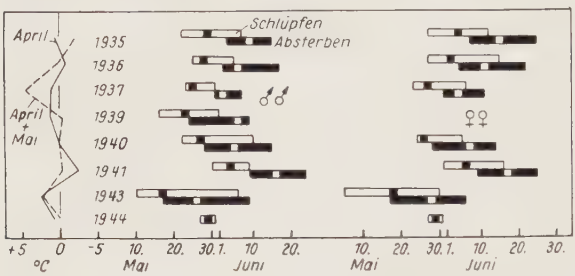


Abb. 15. Abweichungen der Monatsmittel der Lufttemperatur für April (ausgezogen) und April - Mai (gestrichelt) vom langjährigen Durchschnitt in Eberswalde (links von der Jahreszahl-Reihe) und Phänologie der Falter des Kiefernspanners in der Schorfheide. Weiße Balken = Zeitraum des Schlüpfens, schwarze Balken = Zeitraum des Absterbens. Schwarze bzw. weiße Quadrate in den Balken = gewogene arithmetische Mittel des Schlüpf- bzw. Absterbezeitraums. Links ♂♂, rechts ♀♀

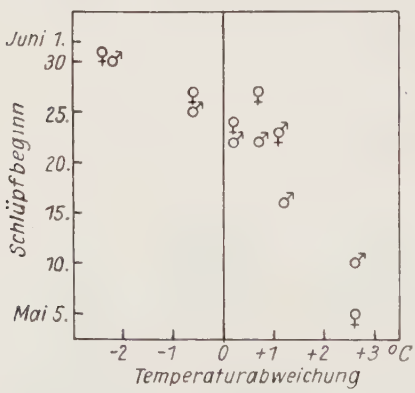


Abb. 16. Beginn des Schlüpfens der Falter des Kiefernspanners in Beziehung zur Temperaturabweichung vom langjährigen Mittel im April

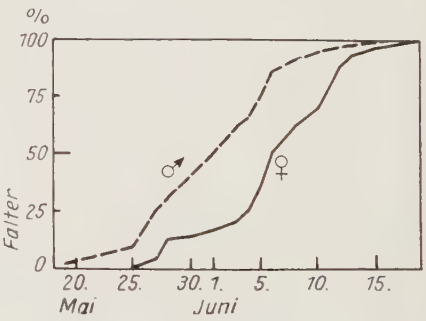


Abb. 17. Schlüpfkurven der Falter des Kiefernspanners 1936

sprechen recht gut den links in Abbildung 15 eingezeichneten Kurven für die Temperaturabweichungen, namentlich im Monat April. Abbildung 16 veranschaulicht dies klarer: auf der Abszisse sind die Temperaturabweichungen vom langjährigen Mittel im April, auf der Ordinate die Tage des Schlüpfbeginns aufgezeichnet; die für die beiden Geschlechter getrennt eingetragenen Werte ordnen sich fast gradlinig an. Man könnte daran denken, eine derartige, durch weitere Daten ergänzte Darstellung für prognostische Zwecke zu benutzen.

Der Spanner ist ausgesprochen protandrisch, was aus Abbildung 16 nicht deutlich zu erkennen ist. Zur Ergänzung werden deshalb in Abbildung 17 Schlüpfkurven männlicher und weiblicher Falter gebracht, die im Frühjahr 1936 aus 123 aus der Letzlinger Heide stammenden Puppen gewonnen wurden.

Die Länge der Schlüpf- und Sterbezeiträume, die in Abbildung 15 erhebliche Unterschiede aufweist, ist ebenfalls abhängig von der Temperatur: je wärmer es ist, um so mehr drängen sich Schlüpfen und Sterben zusammen. Darüber hinaus ist sie aber auch bedingt durch die Zahl der unter Beobachtung stehenden Tiere: je kleiner diese ist, um so geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß der ganze Zeitraum des Vorgangs erfaßt wird.

Aus den Mittelwerten der Schlüpf- und Sterbezeiten wurde für jedes Jahr die mittlere Lebensdauer der im Zuchtkäfig gehaltenen Falter errechnet: sie schwankte bei den Männchen zwischen 7 und 14 Tagen, bei den Weibchen zwischen 8 und 12 Tagen; bei beiden Geschlechtern betrug sie im Durchschnitt 10 Tage. Sie ist naturgemäß auch abhängig von der Temperatur. In Abbildung 18 wurden in Beziehung zueinander gebracht die mittlere Tagestemperatur von Mai plus Juni, also der beiden Monate, in denen das Dasein der Falter ablief, und die ermittelten Werte für die Lebensdauer. Trotz der Grobheit des Verfahrens — die für die ganzen Monate geltenden Temperaturwerte können von denen, welche die Falter in ihrem kurzen Dasein erlebten, erheblich abweichen — ergibt sich eine recht gute Korrelation.

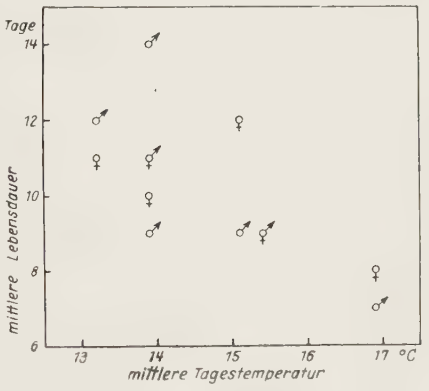


Abb. 18. Mittlere Lebensdauer der Falter des Kiefernspanners in Abhängigkeit von der mittleren Tagestemperatur im Mai/Juni

b) Forleule

Entsprechende Ergebnisse für die Forleule sind in den Abbildungen 19—21 dargesellt. Die Zeiträume für Schlüpfen und Sterben (Abb. 19) sind, wohl im Zusammenhang mit der kühleren Jahreszeit, in der die Falter leben, wesentlich länger als beim Spanner. Die Zeitpunkte für das erste Erscheinen der Falter, die in Abbildung 20 in Beziehung gesetzt wurden zu den Temperaturabweichungen vom langjährigen Mittel des Monats März, ordnen sich wiederum ungefähr in einer Geraden an; allerdings sind in zwei Fällen Ausreißer vorhanden.

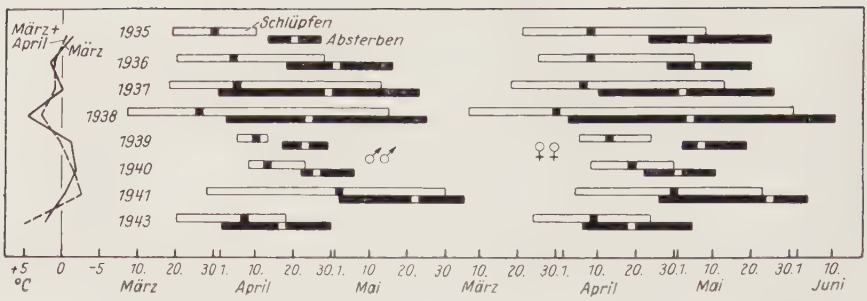


Abb. 19. Abweichungen der Monatsmittel der Lufttemperatur für März (ausgezogen) und März - April (gestrichelt) vom langjährigen Durchschnitt in Eberswalde (links von der Jahreszahl-Reihe) und Phänologie der Falter der Forleule in der Schorfheide. Weiße Balken = Zeitraum des Schlüpfens, schwarze Balken = Zeitraum des Absterbens. Schwarze bzw. weiße Quadrate in den Balken = gewogene arithmetische Mittel des Schlüpf- bzw. Absterbezeitraums. Links ♂♂, rechts ♀♀

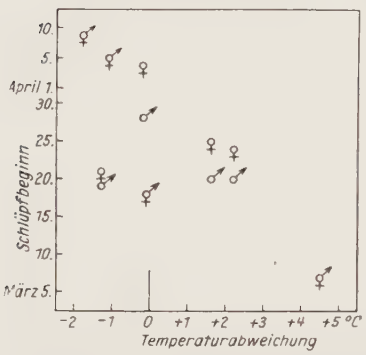


Abb. 20. Beginn des Schlüpfens der Falter der Forleule in Beziehung zur Temperaturabweichung vom langjährigen Mittel im März

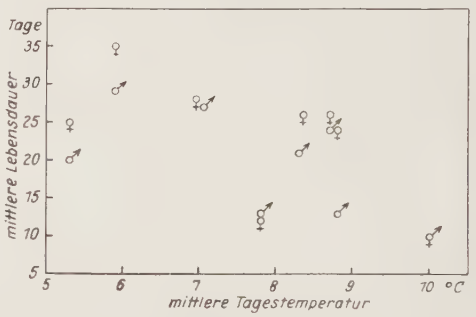


Abb. 21. Mittlere Lebensdauer der Falter der Forleule in Abhängigkeit von der mittleren Tagestemperatur im April

Die mittlere Lebensdauer der Männchen betrug 10—29, im Mittel 20 Tage, der Weibchen 10—35, im Mittel 23 Tage. Das entspricht den auch sonst genannten Zahlen (ESCHERICH, SCHWERDTFEGER 29). Abbildung 21 läßt trotz der Grobheit des Verfahrens (s. o. S. 259) recht gut die Abhängigkeit der Lebensdauer von der mittleren Temperatur des Monats April erkennen.

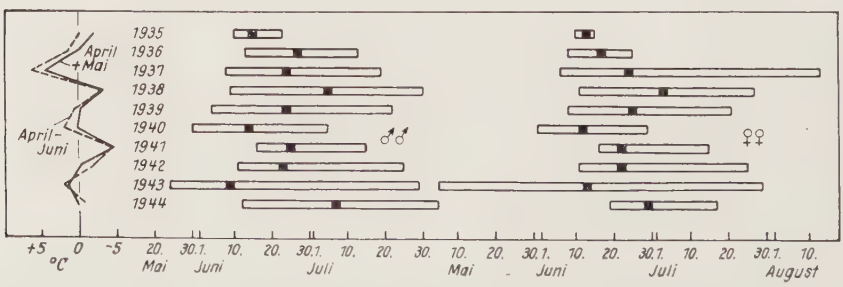


Abb. 22. Abweichungen der Monatsmittel der Lufttemperatur für April - Mai (ausgezogen) und April - Juni (gestrichelt) vom langjährigen Durchschnitt in Eberswalde (links von der Jahreszahl-Reihe) und Phänologie der Falter des Kiefernschwärmers in der Schorfheide. Weiße Balken = Zeitraum des Schlüpfens. Schwarze Quadrate in den Balken = gewogene arithmetische Mittel des Schlüpfzeitraums. Links ♂♂, rechts ♀♀

c) Kiefernschwärmer

Die Erscheinungszeiten des Kiefernschwärmers sind im Abbildung 22 zusammengestellt. Ein Vergleich der Schlüpfzeiten mit den Temperaturabweichungen in den Monaten April plus Mai bzw. April bis Juni läßt zwar wieder gewisse Zusammenhänge erkennen, die aber weniger deutlich zu sein scheinen als bei den beiden anderen Arten; es wurde deshalb auf die Darstellung der Temperaturabhängigkeit des Schlüpftermins in einer besonderen Abbildung verzichtet.

III. Kausalanalytische Diskussion

Die aus dem Schorfheidematerial gewonnenen Einblicke in Zustände und Geschehen im eisernen Bestand drängen nach einem Versuch kausalanalytischer Auswertung. An diesen Versuch geht Verfasser mit einem Gefühl des Unbehagens heran. Es sind in den einzelnen Jahren nur begrenzte Zeitabschnitte und Bruchstücke der Generationen erfaßt worden; wie sich im übrigen Teil der Jahre die Populationen entwickelten, ist unbekannt. Wir wissen nicht, wie weit die Falter zur Eiablage kamen, was mit den Eiern geschah, in welchem Umfang sie etwa parasitiert wurden, was sich im Raupenstadium ereignete, wie weit hier die Gunst oder Ungunst der Verhältnisse die Entwicklung der Populationen förderte oder hemmte. Auf erkennbares Gebiet stoßen wir erst, wenn die Nachkommenschaft der Parasiten, die im Raupenstadium tätig waren, sich in den Wirtspuppen oder auch freiliegend im Boden finden ließ. Und ganz erfaßt wurde nur der sich von Dezember bis zum Schlüpfen der Falter erstreckende Zeitraum des Puppenstadiums sowie das Ausschlüpfen der Imagines und die Eiproduktion. Die in diesem Zeitraum gefundenen Werte über die Mortalität müssen zum Teil mit einem Fragezeichen versehen werden.

Bei derart lückenhaftem Material führt der Versuch, Zusammenhänge zu finden, leicht zu einem aus ermittelten Tatsachen und aus Mutmaßungen zusammengesetzten Spiel. Andererseits bliebe die Arbeit, fehlte die kausalanalytische Diskussion, ohne Abschluß. Sie sei deshalb durchgeführt, wobei sich Verfasser der bestehenden Mängel bewußt ist und bemüht sein wird, so wenig wie möglich in den schlüpfrigen Bereich der Spekulation abzugleiten.

A. Ursachen der Populationsbewegungen

1. Wetter

Nach herrschender Anschauung dürfte für den Aufstieg der Bevölkerungsdichte, namentlich wenn er zu einer Gradation führt, vorwiegend das Wetter maßgeblich sein, während für den Abstieg mehr die durch die Massenvermehrung ausgelösten Einwirkungen des biozönotischen Komplexes eine Rolle spielen.

a) Populationsdichte

Auffällig war die Gleichsinnigkeit der Populationsbewegungen von Kiefernspanner und Forleule, die zur selben Zeit Maxima 1937 und 1941 und ein Minimum 1939 zeigten. Diese nachweislich nicht durch Sammelfehler vorgetäuschte, sondern tatsächlich bestehende „Parallelität" der Populationsdynamik führt, wenn man — zumindest zunächst — einen Zufall nicht annehmen will, zu dem Schluß, daß ein übergeordneter, auf großer Fläche in gleicher Weise wirkender Einfluß tätig war, der wohl kaum anders als im Wetter gesucht werden kann.

Das Institut für forstliche Meteorologie in Eberswalde stellte mir in dankenswerter Weise die Monatsmittel der Lufttemperatur und die monatlichen Niederschlagswerte für die Jahre 1934—1944 in Eberswalde zur Verfügung. Damit war die Möglichkeit gegeben, das populationsdynamische Geschehen mit den unserer Anschauung nach für das Insektenleben wichtigen Wetterfaktoren, der Wärme und der Feuchtigkeit, in Beziehung zu setzen. Daß die in Eberswalde, rund 25 km von der Schorfheide entfernt, nach großmeteorologischen Gesichtspunkten ermittelten Wetterdaten nicht mit der örtlichen Witterung übereinzustimmen brauchen, der die Insektenpopulation ausgesetzt war, braucht nicht betont

zu werden; wenn aber eine derart auffällige, auf weitem Gebiet beobachtete Gleichförmigkeit der Bevölkerungsbewegung vom Wetter gelenkt war, müssen sich wenigstens Anhaltspunkte für einen solchen Zusammenhang auch aus den Großwetterwerten ergeben.

In Tabelle 38 sind die Abweichungen der monatlichen Temperatur- und Niederschlagswerte vom 69jährigen Mittel (1876—1944) dargestellt, außerdem die Summen der Abweichungen für das ganze Jahr und für die warme Jahreszeit, die von April bis Oktober angenommen wurde. Zusätzlich sind in der Tabelle angegeben die Vermehrungskoeffizienten für Kiefernspanner und Forleule, die erkennen lassen, in welchen Jahren eine Zunahme oder Abnahme der Bevölkerung erfolgte.

Schon mehrfach ist von Autoren (u. a. BERWIG, F. ECKSTEIN) versucht worden, Gradationen und Wetterdaten miteinander in Einklang zu bringen; in der Regel wurde so vorgegangen, daß das Wetter in den Jahren vor einem auffälligen Schädlingsauftreten oder einem starken Schadfraß auf Besonder-

Tabelle 38
Abweichungen der Monatsmittel der Lufttemperatur und der monatlichen Niederschlagssummen vom langjährigen Mittel in Eberswalde

	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
						Temperatur in °C					
Januar	1,9	0,2	4,2	−2,5	2,6	3,8	−9,4	−6,4	−7,0	−0,1	5,0
Februar	2,4	2,1	−0,7	1,6	1,8	2,9	−8,9	−0,9	−5,8	3,7	0,1
März	2,4	−1,3	1,6	−0,1	4,5	−1,1	−1,8	−0,2	−2,2	2,2	−1,5
April	2,9	0,7	−0,6	1,1	−1,7	1,2	0,2	−2,3	−0,3	2,6	1,0
Mai	1,5	−2,7	0,9	3,5	−1,5	−1,4	−0,1	−2,5	0,0	−0,2	−0,9
Juni	1,1	2,0	1,4	1,9	0,3	0,8	1,9	0,4	−1,7	−0,4	−0,9
Juli	1,5	0,1	1,0	0,5	0,3	0,8	−0,3	1,5	−1,2	0,0	1,1
August	0,5	0,0	−0,1	1,4	2,2	2,1	−2,0	−1,1	1,6	2,0	3,1
September	2,3	0,6	−0,2	0,8	0,7	0,2	−1,4	−1,5	1,5	0,6	0,2
Oktober	2,0	0,6	−0,1	1,1	1,0	−2,5	−1,2	−0,9	1,9	1,1	0,2
November	1,4	1,4	0,4	−0,4	4,4	1,3	2,0	−2,9	−0,2	−1,5	1,0
Dezember	3,1	0,3	1,7	−1,2	−1,9	−1,7	−2,6	−1,4	−2,1	0,0	−1,5
Summe Jahr	23,0	4,0	9,5	7,7	12,7	6,4	−23,6	−15,4	−11,3	10,0	6,9
Summe April — Oktober	11,8	1,3	2,3	10,3	1,3	1,2	−2,9	−6,4	1,8	5,7	3,8
						Niederschlag in mm					
Januar	− 9	− 1	4	−15	31	5	−23	−17	−26	−12	10
Februar	−17	20	2	45	−11	− 5	−19	− 4	−11	0	3
März	−10	− 2	−18	25	−15	51	29	−10	−31	−27	13
April	22	26	21	11	8	12	−24	− 5	−16	4	−12
Mai	−32	−26	9	− 5	− 1	4	14	19	−10	−26	17
Juni	−36	21	−36	−35	−10	63	−31	−13	−14	6	8
Juli	−44	−19	− 35	1	15	23	15	4	32	−35	−10
August	66	19	−24	28	− 5	−11	45	49	−14	−16	−30
September	− 3	11	− 3	− 1	−19	10	− 6	− 4	4	12	−11
Oktober	− 9	25	14	−28	3	45	−38	43	0	−43	−11
November	24	−19	1	−11	− 8	14	28	−21	17	9	51
Dezember	−16	−12	− 9	− 7	−22	0	− 1	30	−15	−17	− 9
Summe Jahr	−64	43	−74	8	−34	211	−11	71	−84	−145	19
Summe April — Oktober	−36	57	−54	−29	− 9	146	−25	93	−18	−98	− 49
						Vermehrungskoeffizient					
Kiefernspanner		3,2	1,7	0,3	0,4	3,6	6,6	0,2	0,7		
Forleule		4,3	5,3	0,6	0,2	3,6	2,5	0,1	0,7		

heiten geprüft wurde; dabei fand sich, daß Spanner- und vor allem Eulenfraßschäden meist wenige Jahre nach einer Vegetationszeit mit hoher Wärme und geringem Niederschlag, nach einem „Weinjahr", folgten; offenbar war die Vermehrung des Schädlings durch die besondere Wärme und Trockenheit ausgelöst worden. Gehen wir nach demselben Verfahren vor und betrachten wir zunächst nur die Jahre mit hohen Populationsdichten von Spanner und Eule, (Frühjahr) 1937 und 1941, so läßt sich erkennen, daß ihnen tatsächlich wettermäßig besonders gekennzeichnete Jahre vorangehen. Wie die Jahressummen der Abweichungen, besser noch die Summen des Zeitraums April bis Oktober erkennen lassen, heben sich die Jahre 1934 und 1937 durch ungewöhnlich hohe Wärme und verhältnismäßig geringe Niederschläge aus den übrigen Jahren heraus. Je nachdem, ob wir die um die Jahreswende gefundenen Puppenzahlen dem zu Ende gehenden oder dem beginnenden Jahr zurechnen, folgte ein Maximum der Populationsdichte auf 1934 nach 2 oder 3, auf 1937 nach 3 oder 4 Jahren. Der Kausalzusammenhang scheint, namentlich wenn man die gleichlautenden Ergebnisse der früheren Autoren mitberücksichtigt, klar zu sein.

Diese Klarheit wird aber stark getrübt, wenn man nicht nur die Populationsmaxima ins Auge faßt, sondern mehr in die Einzelheiten geht und zunächst den Gang der Populationskurve verfolgt.

Es interessiert in diesem Zusammenhang in erster Linie die Zeit, in der die Populationsdichte anstieg; der Abstieg kann durch „Übervölkerungserscheinungen" gegebenenfalls auch gegen günstige Wetterbedingungen herbeigeführt werden. So müssen besonders beobachtet werden die Jahrespaare 1935/36 (vielleicht auch noch 1934, obwohl die Anfang 1935 begonnenen Untersuchungen nicht erkennen lassen, ob sich die Populationsdichte 1934 erhöhte) und 1939/40, in denen sich die Bevölkerung sowohl des Kiefernspanners als auch der Forleule stark vermehrte. Diese Jahrespaare sind in der Tabelle durch fettgedruckte senkrechte Linien abgegrenzt.

Die Abweichungen vom Jahresmittel lassen keine Beziehungen zur Bevölkerungsbewegung erkennen: 1935/36 (und 1934) war es im Gesamtzeitraum der 2 bzw. 3 Jahre wärmer und trockener, 1939/40 kühler und regenreicher als normal. Die größte Temperaturabweichung eines Jahres fällt auf 1940 mit —23,6° C, die größte Niederschlagsabweichung auf 1939 mit 211 mm, beide Jahre mit besonders hohem Bevölkerungsanstieg, obwohl zu niedrige Temperatur und zu hoher Niederschlag die Insektenvermehrung ungünstig beeinflussen sollen.

Die Summen der Abweichungen während der Vegetationszeit (April bis Oktober) zeigen nicht anderes. Die beiden Jahrespaare sind nicht durch hervorstechende Besonderheiten ausgezeichnet. Die Vegetationszeit 1939, in der Spanner und Eule sich stark vermehrten, hatte ganz ungewöhnlich hohe Niederschläge; in der folgenden Vegetationszeit 1940, in der die Vermehrung weiter ging, war es relativ kühl.

Betrachtet man die monatlichen Abweichungen, so sind in den beiden Doppeljahren auch keine in die Augen springenden Besonderheiten zu erkennen, welche mit dem Anstieg der Populationskurven in Zusammenhang gebracht werden könnten. Zwar ist der Juni in beiden Jahrespaaren wärmer, dafür aber der Mai kälter als normal. Der August ist 1939 besonders warm, 1940 dagegen entsprechend kühler. Die Niederschläge sind von Juni bis August 1935/36 geringer, 1939/40 dagegen höher als im Durchschnitt. Ähnlich unterschiedlich sind die Verhältnisse in den Winterhalbjahren. Auffällig sind nur die hohen Temperaturen in allen Monaten des Jahres 1934 und die geringen Niederschläge von Mai bis Juli; leider ist über die Populationsdynamik im Jahre 1934 nichts bekannt. In 6 anderen norddeutschen Forstämtern haben sich nach Schwerdtfeger (28, Tab. 1, S. 267) die Puppenzahlen der Forleule von Dezember 1933 bis Dezember 1934 verringert.

Wie schon in einer früheren Arbeit (22) zeigt sich, daß, sobald Populationszahlen für die einzelnen Jahre vorliegen, sich keine derart simplen

Beziehungen zum Wetter auffinden lassen, wie man sie bei Betrachtung allein der Maxima zu erkennen glaubt.

Ja, es ergeben sich überraschende Befunde, die keineswegs in das hergebrachte Schema passen wollen: Dem Minimum im Frühjahr 1939 gehen zwei Jahre voraus, die während der Vegetationszeit wärmer und trockener waren als normal, also allgemeiner Anschauung gemäß der Insektenentwicklung günstig waren: in beiden Jahren geht die Populationsdichte des Kiefernspanners wie auch der Forleule steil bergab! Den guten Weinjahren (BERWIG) folgt also durchaus nicht eine Erhöhung, sondern eine starke Erniedrigung der Bevölkerungsdichte, und erst ein bzw. zwei Jahre später beginnt die Populationskurve wieder anzusteigen.

b) Fruchtbarkeit

Der Weibchenanteil der Kiefernspanner-Puppen war 1942 besonders klein (gesichert) und 1938 besonders hoch (wahrscheinlich). Das geringe Weibchenprozent 1942 korrespondiert mit niedriger Temperatur und sehr hohen Niederschlägen während der Raupenzeit 1941 (Tabelle 39); umgekehrt korrespondiert der hohe Weibchenanteil 1938 mit

Tabelle 39

Abweichungen der Lufttemperatur und des Niederschlags vom langjährigen Mittel während der Entwicklungsstadien des Kiefernspanners

	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Falter und Ei (Mai—Juni) °C	2,6	—0,7	2,3	5,4	—1,2	—0,6	1,8	—2,1	—1,7	—0,6	—1,8
mm	—68	—5	—27	—40	—11	67	—17	6	—24	—20	25
Raupe (Juni—Oktober) °C	7,4	3,3	2,0	5,7	4,5	1,4	—3,0	—1,6	2,1	3,3	3,7
mm	—26	57	—84	—35	—16	130	—15	79	8	—76	—54
Puppe (November—April °C	6,2	6,2	2,2	5,6	9,3	—20,3	—10,4	—16,8	10,3	3,1	
mm	51	—22	58	—5	33	—23	—9	—75	—33	6	

hoher Temperatur und verringerten Niederschlägen während der Raupenzeit 1937. Dies entspricht den Ergebnissen, die in Laboratoriumsversuchen ZWÖLFER (41) für die Nonne und STATELOW für den Baumweißling fand: je höher innerhalb gewisser Grenzen die Temperatur (Nonne) und je niedriger die Feuchtigkeit (Baumweißling, hier Luftfeuchtigkeit) während der Raupenzeit waren, um so größer waren die Weibchenanteile; die Verschiebung des Sexualindexes wird durch unterschiedliche Mortalität der männlichen und weiblichen Raupen bei verschiedener Temperatur und Feuchtigkeit erklärt. Auch beim Kiefernspanner scheint demnach eine Abänderung des Geschlechterverhältnisses durch Wettereinwirkungen während der Raupenzeit möglich zu sein; doch reichen die beiden beobachteten Fälle naturgemäß für einen einigermaßen gesicherten Schluß nicht aus. Gegen eine derartige Beziehung spricht die Tatsache, daß dem hohen Weibchenanteil in der Schorfheide im gleichen Jahr 1938 ein besonders niedriger Sexualindex in der Letzlinger Heide gegenübersteht (S. 233); zwar braucht das Wetter in den beiden etwa 150 km voneinander entfernten Gebieten nicht übereinstimmen, doch sind die Unterschiede kaum als so groß anzunehmen, daß sie das Geschlechterverhältnis völlig gegensätzlich beeinflußten. Man

kann auch an einen Ausfall der später abbaumenden weiblichen Raupen durch Frühfrost denken; dann könnte bei örtlich unterschiedlicher Stärke des Frostes auch in verhältnismäßig nahe beieinanderliegenden Gebieten die Wirkung recht verschieden sein.

Die Puppen der Forleule zeigten keine gesicherten oder wahrscheinlichen Unterschiede im Sexualindex. Aber nach dem Schlüpfen der Falter ergab sich ein gesichertes Überwiegen der Weibchen im Frühjahr 1940, das durch höhere Sterblichkeit der männlichen Puppen bewirkt war. Die Raupenzeit 1939 war ausgezeichnet durch leicht erhöhte Temperatur und ungewöhnlich hohe Niederschläge (Tabelle 40). Während der Puppenzeit

Tabelle 40

Abweichungen der Lufttemperatur und des Niederschlags vom langjährigen Mittel während der Entwicklungsstadien der Forleule

	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Falter und Ei (April–Mai) °C	4,4	—2,0	0,3	4,6	—3,2	—0,2	0,1	—4,8	—0,3	2,4	0,1
mm	—10	0,0	30	6	7	16	—10	14	—26	—22	5
Raupe (Mai—Juli) °C	4,1	—0,6	3,3	5,9	—0,9	0,2	1,5	—0,6	—2,9	—0,6	—0,7
mm	—112	—24	—62	—39	4	90	—2	10	8	—55	15
Puppe (August —Oktober) °C	4,8	1,2	—0,4	3,3	3,9	—0,2	—4,6	—3,5	—5,0	3,7	3,5
mm	54	55	—13	—1	—21	44	1	88	—10	—47	—52
Puppe (November—März) °C	5,5	6,8	1,1	7,3	8,1	—20,5	—8,1	—16,5	7,7	2,1	
mm	25	—43	47	—13	21	1	—9	—59	—37	18	

fielen bis zum Oktober auch starke Niederschläge; im Winter 1939/40 herrschte eine ungewöhnliche Kälte, der die Puppen voll ausgesetzt waren, da sie 1940 erst im März gesammelt wurden. Ob eines dieser Geschehnisse verantwortlich zu machen ist für die im Zuchtkäfig beobachtete, ungewöhnlich starke Verjauchung der männlichen Puppen, muß dahingestellt bleiben.

Der Kiefernschwärmer zeigte nur 1943 eine wahrscheinliche Abweichung des Geschlechterverhältnisses unter den Puppen, die aber im Falterstadium wieder ausgeglichen war.

Außer durch den Weibchenanteil wird die Fruchtbarkeit bedingt durch die Eiproduktion, die meist in Beziehung steht zum Puppengewicht; es soll dabei zunächst außer Betracht bleiben, daß die Spannerpuppen des Schorfheidematerials keine eindeutige Puppengewicht-Eizahl-Relation aufwiesen.

Die Kurven für das Puppengewicht von Spanner und Eule stimmen darin überein, daß sie 1938 ein tiefes, gesichertes Minimum aufweisen. Unternormales Puppengewicht muß auf gehemmte Nahrungsaufnahme der Raupen zurückgeführt werden. 1937 weisen die Raupenzeit des Spanners die neben 1934 höchste, die Raupenzeit der Eule überhaupt die höchste Temperaturabweichung nach oben in der ganzen Beobachtungszeit auf; in beiden Fällen waren die Niederschläge erheblich niedriger als normal. Die Raupen der Forleule und des Kiefernspanners haben also trotz verschiedener Erscheinungszeiten 1937 unter ähnlichen, extremen Wetterbedingungen, großer Hitze und Trockenheit, gelebt. Statistisch gesichert ist auch das hohe Gewicht der Spannerpuppen 1936; es korrespondiert mit

verhältnismäßig hoher Wärme und starken Niederschlägen während der Raupenzeit 1935. Das Maximum 1936 und das Minimum 1938 zeigen sich nicht nur in der Schorfheide, sondern auch in der Letzlinger Heide. Die Vermutung liegt nahe, daß sich in diesen Fällen hohe Wärme verbunden mit genügender Feuchtigkeit fördernd, verbunden mit Trockenheit dagegen hemmend auf die Fraßtätigkeit der Raupen und damit auf das Puppengewicht ausgewirkt haben. Trifft diese Vermutung zu, dann dürften heiße und niederschlagsarme Sommer durchaus nicht immer als günstig für Insektenvermehrungen angesehen werden, dann hätten Hitze und Trockenheit sich 1937 schädigend auf die Spanner- und Eulenpopulationen ausgewirkt, durch Verringerung des Puppengewichts (bei der Eule) die Eiproduktion wesentlich herabgemindert und (beim Spanner), wie noch zu zeigen sein wird, die Disposition für Krankheiten stark erhöht.

In die gleiche Richtung wie diese Überlegungen weisen Schrifttumsangaben und Beobachtungen. Nach BORCHERS-MAY wird die Fraßtätigkeit von Spannerraupen durch Trockenheit stark herabgesetzt. Beim Vergleich von Populationszahlen des Spanners mit Wetterdaten fand SCHWERDTFEGER (22) während 3 Progradationszeiten abnorm hohe Temperatur verbunden mit abnorm hohen Niederschlägen. Schmetterlingszüchter wissen, daß sich nach Besprengen des Futters die Fraßtätigkeit vieler Raupen erheblich steigert.

Im übrigen trafen 1938 beim Kiefernspanner als Folge (zumindest zeitlich gesehen) der gleichen Wetterbedingungen im Jahr 1937 geringes Puppengewicht und erhöhter Weibchenanteil zusammen.

Beim Schwärmer zeigte sich ein gesicherter Abstieg des Puppengewichts 1936/37, ein gesicherter Aufstieg 1939/40. In den Raupenzeiten 1936 und 1939 war die Temperatur ungefähr normal, die Niederschlagsmenge etwas geringer bzw. nennenswert höher als normal (Tabelle 41).

Tabelle 41

Abweichungen der Lufttemperatur und des Niederschlags vom langjährigen Mittel während der Entwicklungsstadien des Kiefernschwärmers

	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Falter und Ei (Juni—Juli) °C	2,6	2,1	2,4	2,4	0,6	1,6	1,6	1,9	—2,9	—0,4	0,2
mm	—80	2	—71	—34	5	86	—16	—9	18	—29	—2
Raupe (August —Oktober) °C	4,8	1,2	—0,4	3,3	3,9	—0,2	—4,6	—3,5	5,0	3,7	3,5
mm	54	55	—13	—1	—21	44	1	88	—10	—47	—52
Puppe (November—Mai) °C	3,5	7,1	5,7	4,1	7,9	—20,4	—12,9	—16,8	10,1	2,2	
mm	25	—13	53	—6	37	—9	10	—85	—59	23	

Die Wetterdaten sind aber nicht so prägnant, daß auf einen einigermaßen wahrscheinlichen Zusammenhang zwischen ihnen und der Entwicklung der Puppengewichte geschlossen werden kann.

c) Sterblichkeit

Unmittelbar mortalitätserzeugende Wettereinwirkungen konnten bei den Untersuchungen im allgemeinen nicht beobachtet werden, da derartige vor den Probesuchen, etwa im Raupenstadium, erfolgten Einflüsse nicht erfaßt wurden und nach der Einsendung die Puppen nicht mehr voll den natürlichen Wetterbedingungen ausgesetzt waren. Nur in einem Fall

läßt sich der Einfluß ungewöhnlicher Winterkälte überprüfen: den überaus strengen Winter 1939/40 erlebten die Puppen draußen im Bestande, da sie erst Ende März 1940 eingesandt wurden. Das Puppenmaterial 1940 wies, wenn man von einer stärkeren Verjauchung männlicher Eulenpuppen absieht, keineswegs einen größeren Prozentsatz toter oder auch verjauchter und vertrockneter Puppen auf als die anderen Jahre; die Verpilzung der Spannerpuppen war sogar abnorm gering. Die hohe Winterkälte hat sich also nicht schädlich auf die Populationen ausgewirkt.

Mittelbare Einflüsse des Wetters sind denkbar durch Erhöhung der Aggressivität der Krankheitserreger oder durch Schaffung der Prädisposition für Krankheiten; so könnte ein sehr feuchter Spätsommer die Verpilzung der Eulenpuppen in der Bodenstreu fördern oder ein naßkalter Herbst die Resistenz der Spannerraupen herabsetzen, so daß sie nach der Verpuppung leichter erkranken. Zur Nachprüfung, ob derartige mittelbare Wirkungen sich erkennen lassen, wurde in Tabelle 42 zusammengestellt, wann unter den Puppen der drei Schädlingsarten die Krankheitssymptome Verpilzung, Verjauchung und Vertrocknung besonders stark oder besonders schwach auftraten; sodann wurde das Wetter während der vergangenen Raupenzeit und für die Eule auch während der ersten Puppenzeit bis einschließlich Oktober nach Tabelle 39—41 gekennzeichnet:

Tabelle 42
Wetter und Krankheiten

Krankheitssymptom	Schädling	Jahr	Auftreten der Krankheit	Raupenzeit vorher: Temperaturabweichung °C	Raupenzeit vorher: Niederschlagsabweichung mm	Puppenzeit vorher: Temperaturabweichung °C	Puppenzeit vorher: Niederschlagsabweichung mm
Verpilzung	Spanner	1938	stark	3,4	—11		
		1939	stark	8,6	—14		
		1940	schwach	1,9	81		
		1943	stark	3,6	39		
		1944	stark	2,2	—73		
	Eule	1941	stark	1,5	— 2	—4,6	1
	Schwärmer	1935	schwach	4,8	54		
		1941	stark	—4,6	1		
		1942	stark	—3,5	88		
Verjauchung	Spanner	1941	stark	—2,9	44		
	Eule	1939	stark	—0,9	4	3,9	—21
	Schwärmer	1938	schwach	3,3	— 1		
		1939	stark	3,9	—21		
		1942	stark	—3,5	88		
Vertrocknung	Eule	1936	stark	—0,6	—24	1,2	55
		1941	stark	1,5	— 2	—4,6	1
	Schwärmer	1935	stark	4,8	54		
		1939	stark	3,9	—21		

Die Durchsicht der Einzelangaben der Tabelle 42 führt nicht zu klaren Ergebnissen. Der Spanner war 1938 und 1939 stark verpilzt bei hoher Wärme und geringem Niederschlag während der Raupenzeit; 1940 war die Verpilzung besonders schwach, ebenfalls bei übernormaler Wärme, aber bei

hohen Niederschlägen; es ist schwer einzusehen, daß Feuchtigkeit die Verpilzung gehemmt, Trockenheit sie gefördert haben soll. Der Schwärmer ist schwach verpilzt 1935 bei hoher Wärme und hohem Niederschlag, stark verpilzt 1941 und 1942 bei niedrigen Temperaturen und normalen bzw. ebenfalls hohen Niederschlägen. Stark verjaucht ist der Schwärmer 1939 nach warmer und trockener, 1942 nach kühler und feuchter Raupenzeit. Die Widersprüche können nicht erklärt werden.

Ein gewisses Ergebnis lieferte ein rohes, summarisch-statistisches Vorgehen. Faßt man die Wetterbedingungen entsprechend den Plus- und Minus-Abweichungen von Temperatur und Niederschlag in vier Gruppen zusammen, so kamen während der Raupenzeit von Spanner, Eule und Schwärmer sowie während der ersten Puppenzeit (bis Oktober) der Eule — und zwar nur in den Jahren, aus denen Beobachtungen über das Auftreten von Krankheiten vorliegen — die Kombinationen

warm-feucht	warm-trocken	kühl-feucht	kühl-trocken
8	13	7	3mal

vor. Die entsprechenden Kombinationen traten bei starker Verpilzung, Verjauchung oder Vertrocknung in Tabelle 42

	3	8	7	1mal
oder zu	38	62	100	33%

auf. Die Angabe 100% bedeutet nicht, daß alle kühl-feuchten Jahre starke Erkrankungen zeigten, da einige Jahre in Tabelle 42 doppelt vorkommen, wenn beispielsweise der Schwärmer 1942 sowohl starke Verpilzung als auch starke Verjauchung zeigte. Das Verhältnis der Prozentzahlen untereinander ist aber recht aufschlußreich; ohne daß ihnen zu große Beweiskraft zugemessen werden kann, deuten sie darauf hin, daß kühl-feuchtes und — weniger ausgeprägt — auch warm-trockenes Wetter während der Raupenzeit bzw. der ersten Puppenzeit der Forleule förderlich für das Auftreten von Krankheiten im Puppenstadium war, während warm-feuchte und kühl-trockene Witterung für die Entstehung derartiger Krankheiten nicht günstig gewesen zu sein scheint.

Mittelbar kann sich das Wetter auf die Sterblichkeit der Schädlinge auch durch Hemmung oder Förderung der Parasiten auswirken. Die Parasitierung der Puppen war im allgemeinen gering; stärkere Parasitierung fand sich beim Spanner 1937, beim Schwärmer 1944. Außerdem wurden freiliegende Tachinentönnchen in größerem Maße 1936 und 1937, besonders viele Kokons von *Banchus* und *Enicospilus* 1941 gefunden. Da über die Flug- und Entwicklungszeiten der Schmarotzer zu wenig bekannt ist, läßt sich lediglich das Wetter der vorangegangenen Vegetationszeiten auf Besonderheiten hin prüfen. Es war

1935 wärmer und feuchter
1936 wärmer und trockener
1940 kühler und trockener
1943 wärmer und trockener als normal.

Da auf 1936 sowohl höhere Parasitierung der Spannerpuppen als auch stärkeres Auftreten freiliegender Tachinentönnchen folgte, diese Vegetationszeit also zweimal gewertet werden muß, war in insgesamt 5 Fällen verstärkten Parasitenauftretens 3mal die vorhergehende Vegetationszeit wärmer und

trockener als normal. Es ist möglich, sogar wahrscheinlich, daß sich solche Wetterkombination günstig auf die Parasiten und vor allem auf ihren Flug auswirkt. Im übrigen hängt die Parasitenentwicklung so stark von anderen Bedingungen, namentlich auch von dem Wirtsangebot, ab, daß aus dem zur Verfügung stehenden Material klare Zusammenhänge zwischen Wetter und Parasitierung nicht zu erwarten sind.

d) Überliegen der Schwärmerpuppen

Überliegende Schwärmerpuppen wurden nur in drei aufeinanderfolgenden Jahren beobachtet, hauptsächlich 1937. Die vorhergehende Raupenzeit (1936) besitzt eine in Tabelle 41 nur einmal vorkommende Kombination von verringerter Wärme und geringem Niederschlag; die Raupenzeit war also kühl-trocken. Umgekehrt war die Puppenzeit warm-feucht. Es liegt kein Anhaltspunkt dafür vor, daß diese Kombinationen von Wetterfaktoren für das Überliegen verantwortlich waren.

Bemerkenswert ist, daß NUNBERG im gleichen Jahr 1937 in Polen einen erheblichen Prozentsatz überliegender Schwärmerpuppen fand.

2. Biozönose

Die Probesuchen können in das wechselvolle Spiel der Biozönose nur einen sehr begrenzten Einblick geben, da sie sich auf einen bestimmten Zeitraum im Jahr beschränkten und nur die Insekten erfaßten, welche im Boden lagen und von den Sammlern leicht erkannt oder gar für den Zweck der Suchen als wichtig angesehen wurden. So fehlt für die sicher sehr wesentlichen Beziehungen der Räuber zur Beute jegliches Material. Was geprüft werden kann, sind lediglich die Zusammenhänge zwischen Parasit und Wirt im Zeitraum der Probesuchen, also während der Wintermonate.

In Tabelle 43 sind gegenübergestellt die bei den jährlichen Einsendungen erhaltenen Mengen parasitierter Forleulenpuppen einschließlich der Kokons von *Banchus* und *Enicospilus,* die reine Eulenparasiten sind, und die Gesamtzahlen der Eulenpuppen einschließlich der (nicht mehr vorhandenen) Wirte von *Banchus* und *Enicospilus,* wobei jeweils 1 Parasitenkokon gleich 1 Eulenpuppe gerechnet wurde. Die Zahlen der Tabelle (vergl. auch Abb. 23) zeigen eine klare Relation zwischen Wirt und Parasit: bei steigenden Wirtszahlen erhöhen sich die Parasitenzahlen und umgekehrt, das Parasitierungsprozent aber steigt bei sinkender und vermindert sich bei ansteigender Wirtszahl. Die Befunde geben eine sehr eindrucksvolle Illustra-

Tabelle 43
Populationsbewegung von Wirt und Parasit bei der Forleule. Schorfheide 1935—1943

Jahr	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943
Zahl der Wirte . .	10	51	161	139	31	85	255	26	15
davon parasitiert absolut	2	8	14	23	10	27	69	11	6
davon parasitiert %	20	16	9	17	33	32	27	42	40

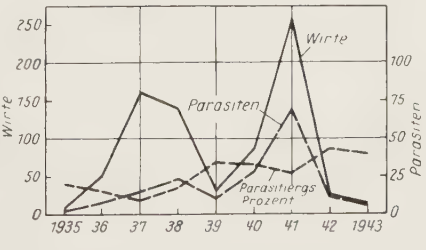


Abb. 23. Populationsbewegung von Wirt und Parasiten bei der Forleule. Schorfheide 1935—1943. Beobachtung jährlich im Überwinterungsstadium

tion zu dem überlegungsmäßig notwendigen Wechselspiel zwischen Wirt und Parasit: ein nicht übermäßig großer Parasitenbestand (1935) reicht bei starker Vermehrung der Wirtspopulation (bis 1937) trotz eigener Vermehrung nicht aus, um einen gleichbleibenden Anteil der Wirte zu belegen, das Parasitierungsprozent sinkt ab; nach der Kulmination der Wirtskurve finden die zahlreicher gewordenen Parasiten weniger Wirte, das Parasitierungsprozent steigt an (1938); die Wirtszahl sinkt weiter, infolgedessen muß nun auch die absolute Zahl der Parasiten kleiner werden (1939), während der Anteil der parasitierten Stücke in der recht klein gewordenen Wirtszahl noch ansteigt; ein ähnliches Spiel wiederholt sich bei einem erneuten Auf- und Abstieg der Wirtskurve (1940—1943).

Die ursächlichen Zusammenhänge im zahlenmäßigen Auftreten von Wirt und Parasiten treten im Schorfheidematerial bei Spanner und Schwärmer nicht so klar zutage. Das mag daran liegen, daß es sich bei den Eulenparasiten vorwiegend um univoltine, in ihrem Lebensablauf eng dem Wirt angepaßte Arten handelt, während die in den Spanner- und Schwärmerpuppen gefundenen Parasiten in der Mehrzahl plurivoltin und auf Zwischenwirte angewiesen sind; das zahlenmäßige Auftreten der Zwischenwirte muß in diesen Fällen für die Entwicklungsmöglichkeiten der Schmarotzer eine ebenso wichtige Rolle spielen wie die Populationsdichten der von uns betrachteten Schädlinge.

Als Zwischenwirte in Frage kommende Lepidopteren sind in größerer Zahl gefunden worden 1936 und 1940—1943 (Tab. 36). Man könnte damit in Zusammenhang bringen die höhere Parasitierung der Spanner- und Schwärmerpuppen 1937 und der Schwärmerpuppen 1943 und 1944; doch sind das vage Vermutungen.

In Tabelle 44 sind sämtliche Lepidopteren ohne Rücksicht auf ihre Artzugehörigkeit einschließlich der (inzwischen verschwundenen) Wirte der frei im Boden gefundenen Schlupfwespenkokons und Tachinentönnchen (wobei je Parasit 1 Wirt gerechnet wurde) gegenübergestellt einmal der Gesamtzahl der parasitierten Puppen einschließlich der frei im Boden überwinternden Parasiten und zweitens der Gesamtzahl der geschlüpften Lepidopteren:

Tabelle 44

Lepidopteren, Parasiten und geschlüpfte Falter. Schorfheide 1935—1944

Jahr		1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Lepidopteren . .		119	347	534	414	188	419	923	206	331	87
parasitiert	abs.	15	62	134	65	23	61	111	(25)	64	23
	%	13	18	25	16	12	15	12	(12)	19	26
geschlüpft	abs.	42	134	214	150	55	213	204		82	22
	%	35	39	40	36	29	51	22		25	25

Der Anteil der innerhalb und außerhalb der Wirte im Boden überwinternden Parasiten, bezogen auf die Wirtszahl, ist in den 10 untersuchten Jahren recht gleichmäßig: er schwankt zwischen den Extremen 12 und 26%; er ist also auch verhältnismäßig gering. Eine Beziehung zur Zahl der Wirte ist nicht zu erkennen: die beiden höchsten Parasitenanteile fallen 1937 auf ein Maximum, 1944 auf ein Minimum der Wirtszahlen. Eine derartige Beziehung ist auch nicht zu erwarten, da durchaus heterogenes Material zusam-

mengefaßt wurde lediglich zu dem Zweck, zu zeigen, wie groß in einer Menge verschiedenartiger, dem gleichen Biotop angehörender Lepidopteren die Zahl der Parasiten ist.

Der Anteil der geschlüpften Falter ist im Durchschnitt etwa doppelt so hoch wie der Prozentsatz der parasitierten Tiere; er schwankt in anteilmäßig ähnlichem Bereich wie das Parasitenprozent zwischen 22 und 51%.

Zwei geschlüpften Faltern steht also ein Parasit gegenüber. Da in Tabelle 44 als Parasiten nicht nur die aus den Wirtspuppen geschlüpften Imagines, sondern auch die frei überwinternden Kokons und Tönnchen geführt wurden, die nur zum Bruchteil Imagines entließen, muß das Verhältnis noch zuungunsten der Parasiten geändert werden: es mögen auf 1 Parasit 3 Wirtsfalter entfallen. Nehmen wir an, daß der Weibchenanteil in allen Fällen 50% beträgt und 1 Falterweibchen im Durchschnitt 100 Eier legt, so stehen bei Vernachlässigung jeglicher Mortalität bei Wirt und Parasit 300 Wirtsnachkommen 1 Parasitenweibchen gegenüber. Bei einer anders ausgeführten Berechnung ergab sich das Verhältnis 500 : 1 (30). Gleichgültig, welche Relation der Wirklichkeit näher kommt — sie liegen größenordnungsmäßig gleich und zeigen, daß im eisernen Bestand der Schorfheide und in den untersuchten Zeitabschnitten ein erhebliches Mißverhältnis zwischen Wirts- und Parasitenzahlen herrschte.

3. Innere Faktoren

Auf die Bedeutung innerer Faktoren für den Massenwechsel der Insekten ist in eindrucksvoller Weise namentlich von Mors und Franz hingewiesen worden. Eine Durchsicht des vorliegenden Materials auf das Auftreten von Einwirkungen innerer Faktoren würde kaum etwas anderes als eine Aneinanderreihung von Spekulationen liefern können; es soll deshalb darauf verzichtet werden. Doch wird bei den Einzelanalysen der Bevölkerungsbewegungen noch einmal auf die Frage der inneren Faktoren zurückzukommen sein.

B. Analyse der Bevölkerungsbewegungen

Es bleibt übrig, die aus dem eingesandten Puppenmaterial erkannten oder als wahrscheinlich anzusehenden Zusammenhänge auf den Verlauf der Populationsdichten bei den drei behandelten Schädlingsarten anzuwenden und zu versuchen, den Wechsel der Bevölkerungszahlen auf seine Ursachen zurückzuführen.

a) Kiefernspanner

Damit ein richtiger Standpunkt für die Einreihung des beobachteten Geschehens in die Gesamtentwicklung der Population gewonnen werden konnte, wurden in Tabelle 45 auf Grund des bekannten Zahlenmaterials

Tabelle 45
Populationsanalyse des Kiefernspanners. Schorfheide 1935—1941

Jahr	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941
Puppenzahl je Ar	3,8	12,0	20,8	6,0	2,4	8,7	57,2
davon vernichtet in % . .	60	59	67	93	86	34	80
desgl. bezogen auf die Zahl abgelegter Eier		9	6	1,6	8	20	4
bleiben Falter, absolut . .	1,5	4,9	6,9	0,4	0,3	5,7	45,8
davon Weibchen, absolut	0,8	2,5	3,4	0,26	0,15	2,9	22,9
Zahl der Nachkommen . .	80	250	340	26	15	290	2290
davon vernichtet in % . .	85	91	98	91	42	81	99
bleiben Puppen je Ar . . .	12,0	20,8	6,0	2,4	8,7	57,2	11,0

Populationsanalysen für die Jahre 1935 bis 1941 gegeben; die 1942 vorhandene Lücke in den Beobachtungen und die sehr kleine Zahl untersuchter Puppen 1944 verbot die Weiterführung der Analyse über das Jahr 1941 hinaus. Die Analyse beginnt mit der Populationsdichte (Puppenzahl je Ar) 3,8 im Frühjahr 1935. Davon wurden vernichtet 60% (Tab. 29); es blieben 1,5 geschlüpfte Falter, von denen rund die Hälfte, also 0,8, Weibchen waren. Die Zahl der je Weibchen abgelegten Eier wurde in allen Jahren mit 100 angenommen; das entspricht der ermittelten Eiproduktion abzüglich 30% für im Ovar verbliebene Eier. Über die Höhe dieses Abschlags und über etwaige Änderungen in den einzelnen Jahren läßt sich streiten; doch beeinflußt das Einsetzen eines größeren oder kleineren Prozentsatzes nicht das Grundsätzliche, das in der Analyse gezeigt werden soll. Werden 100 abgelegte Eier je Weibchen angenommen, so beträgt die Zahl der Nachkommen, also die Anfangszahl, mit der die Generation 1935 beginnt, 80 (je Ar). Ende des Jahres waren noch 12,0 Puppen je Ar vorhanden. Von der Ausgangszahl 80 waren also 85% vernichtet worden. In diesem Vernichtungsanteil ist auch eine etwaige Mortalität weiblicher Falter vor erfolgter Eiablage enthalten.

Anfang 1936 zeigten sich von den 12,0 Puppen 59% nicht lebensfähig (Tab. 29); das sind 7,1 Puppen je Ar. Auf die Ausgangszahl 80 bezogen sind die 7,1 eingegangenen Puppen 9%. Die Puppensterblichkeit von 59% schrumpft also, wenn man sie im Rahmen der Gesamtentwicklung betrachtet, auf den Wert von 9% zusammen, dem eine Mortalität von 85% im Falter-, Ei- und Raupenstadium gegenübersteht. Auf diese Bewertung der ermittelten Puppenmortalität innerhalb der Gesamtsterblichkeit im Laufe einer Generation kam es bei den Zusammenstellungen in Tabelle 45 an. Es sollte gezeigt werden, daß hohe Sterblichkeit im Puppenstadium, die man als höchst bedeutsam für die Entwicklung der Population hinzunehmen geneigt ist, an Bedeutung verliert, wenn man die Sterblichkeit der anderen Stadien mitberücksichtigt, daß die hohe Puppenmortalität von 93% im Jahre 1938 innerhalb der Gesamtsterblichkeit nur den gänzlich belanglos erscheinenden Wert von 1,6% ausmacht, daß in diesem Falle für das Absinken der Populationsdichte die Ereignisse in anderen Entwicklungsstadien wesentlich wichtiger waren als die Mortalität der Puppen. Auf diese Weise erhalten wir einen Maßstab für die Beurteilung der im Puppenstadium gewonnenen Untersuchungsergebnisse, soweit wir sie für die Kausalanalyse der Populationsbewegungen ausnützen wollen.

Da es in Tabelle 45 nicht auf die Erarbeitung möglichst genauer Zahlen, sondern nur auf den Vergleich der Größenordnungen ankam, spielte es auch keine Rolle, ob eine Zahl von 100 oder 120 abgelegten Eiern, ein Weibchenanteil von 50 oder 54% zugrundegelegt wurden; am Grundsätzlichen ändert sich dabei nichts.

Es wäre aber falsch, der Puppensterblichkeit ein zu geringes Gewicht beizumessen. Es muß daran erinnert werden, daß bei einem Weibchenanteil von 50% und einer Eizahl von 100 die Gesamtsterblichkeit in einer Generation 98% betragen muß, wenn die Population auf gleicher Höhe bleiben soll. Sinkt bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen die Puppensterblichkeit um 8% ab, so vermehrt sich die Population auf das Fünffache. 1937 betrug die Sterblichkeit im Falter- bis Raupenstadium 98%; die Populationsdichte wäre auf gleicher, übernormaler Höhe geblieben, wenn nicht im Puppenstadium noch eine winzig erscheinende Mortalität von 1,6% hinzugekommen wäre, welche einen steilen Abfall der Populationskurve hervorrief. Verhältnis-

mäßig geringe Sterblichkeit im Puppenstadium k a n n also erhebliche Wirkungen bringen; es fragt sich nur, wie weit sie überschattet oder aufgefangen werden durch Ereignisse, die auf die anderen Stadien einwirkten.

Verfolgen wir nach dieser notwendigen grundsätzlichen Betrachtung den Verlauf der Populationskurve (Abb. 3 u. 7). Der Anlaß zur Vermehrung 1935/37 ist unbekannt. Zwar ist die Parasitierung der Puppen 1936 besonders gering, doch wird dies durch erhöhte Verjauchung ausgeglichen; das Schlüpfprozent ist 1935 und 1936 gleich hoch. 1936 ist auch das Puppengewicht höher als normal; doch hat sich dies, wie wir sahen, nicht auf die Eiproduktion ausgewirkt. Auch der Weibchenanteil zeigt während des Anstiegs 1935/37 keine statistisch gesicherten Abweichungen vom Üblichen; durch erhöhte Fruchtbarkeit ist die Vermehrung nicht zu erklären. Ihre Ursachen liegen außerhalb der in den Untersuchungen erfaßten Faktoren.

Der Abstieg 1937/39 dürfte gefördert worden sein durch stärkeres Auftreten von Parasiten 1937 und durch die beachtlich hohe Verpilzung der Puppen 1938, die zusammentrifft mit einem ungewöhnlich niedrigen Puppengewicht. Das geringe Puppengewicht wurde (S. 266) zurückgeführt auf verringerte Nahrungsaufnahme der Raupen und diese auf die trockenheiße Witterung während der Raupenzeit 1937. Wenn das Wetter sich derart ungünstig auf die Raupen auswirkte, daß eine abnorm hohe Reduktion des Puppengewichts erfolgte, wird es vermutlich auch die Raupensterblichkeit gefördert haben: tatsächlich war die präpupale Mortalität 1937 mit 98% ungewöhnlich hoch. Die schwachen Puppen waren offenbar besonders anfällig gegen Infektionskrankheiten, was die hohe Verpilzung zur Folge hatte. Will man diese nicht unmittelbar zu beweisenden, aber recht wahrscheinlichen Kausalzusammenhänge als richtig unterstellen, dann ist die in bestem Zuge befindliche, 1934 oder 1935 angelaufene Massenvermehrung des Spanners durch das trockenheiße Wetter 1937 sozusagen geköpft worden: die Wetterkonstellation rief eine hohe Sterblichkeit unter den Raupen hervor, der übrigbleibende Rest war unterernährt und lieferte schwache Puppen, die anfällig waren und zum großen Teil an Mykose eingingen. Der Abstieg dauerte unter ähnlichen, wenn auch weniger krassen Wetterverhältnissen im Jahre 1938 im gemäßigten Tempo an. Die Abbremsung fällt zusammen mit einer Abnahme der Mortalität in den präpupalen Stadien, mit einem Nachlassen der immer noch hohen Verpilzung im Puppenstadium und mit einer Erhöhung des Weibchenanteils, welche die Fruchtbarkeit gefördert haben kann.

Der Aufstieg 1939/41 ist hauptsächlich bedingt durch die ungewöhnlich niedrige Sterblichkeit im Falter- bis Raupenstadium 1939, die nur 42% betrug. Dementsprechend schlägt die Puppensterblichkeit mehr zu Buche; sie ist aber im Vergleich mit den anderen Jahren ungewöhnlich gering. Die Parasitierung ist schwach, die Verpilzung stark abgesunken. Da die Vegetationszeit sehr regenreich war, kann man an eine weitgehende Ausschaltung der Parasiten, vor allem der Eiparasiten (ungewöhnlich hoher Niederschlag im Juni!) denken, deren Flugzeit verregnete. Es läßt sich aber auch im Anhalt an die von Mors und Franz entwickelten Gedankengänge folgender Zusammenhang vermuten: Das Jahr 1937 brachte für die Spannerpopulation eine unerhörte Katastrophe, deren Auswirkungen sich noch in das nächste Jahr fortsetzten. Es blieben nur wenige Tiere übrig, diese aber besaßen beste Konstitution mit hervorragenden Erbanlagen und lieferten besonders lebenskräftige Nachkommen, welche, widerstandsfähig gegen Schadein-

wirkungen, die Populationsdichte zu einem neuen Maximum emporrissen. Dann wäre die Gradation 1941 tatsächlich auf den trockenheißen Sommer 1937 zurückzuführen, aber nicht, wie bisher angenommen wurde, indem er unmittelbar die Vermehrung förderte, sondern mittelbar auf dem Umwege über Schadeinflüsse, welche nur Tiere mit bester Konstitution am Leben ließen.

Der Abstieg 1941/43 ist begleitet von einer Erhöhung des Verpilzungs- und Verjauchungsanteils der Puppen, im Jahre 1942 auch von einer Erniedrigung des Sexualindexes. Die Parasitierung der Puppen im Retrogradationsjahr 1942 konnte leider nicht festgestellt werden. Eingeleitet wurde der Rückgang der Bevölkerungsdichte aber schon in den präpupalen Stadien, deren Mortalität mit 99% bereits über dem normalen Vernichtungsquotienten lag.

b) Forleule

Entsprechend der Darstellung beim Kiefernspanner bringt Tabelle 46 Populationsanalysen der Forleule für den Zeitraum 1935 bis 1941. Der Weibchenanteil wurde durchweg mit 50% eingesetzt; die Zahl der abgelegten Eier wurde entsprechend der in Tabelle 23 vorgeführten Eiproduktion

Tabelle 46
Populationsanalyse der Forleule. Schorfheide 1935—1941

Jahr	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941
Puppenzahl je Ar	0,4	1,7	9,0	5,7	0,9	3,2	8,0
davon vernichtet in % . .	40	48	25	50	77	55	77
desgl. bezogen auf die Zahl abgelegter Eier		5	3	0,6	0,5	20	7
bleiben Falter, absolut . .	0,24	0,9	6,7	2,9	0,2	1,4	1,8
davon Weibchen, absolut	0,12	0,55	3,4	1,5	0,1	0,7	0,9
Zahl der Nachkommen . .	17	82	476	135	9	90	126
davon vernichtet in % . . .	90	89	98,8	99,4	65	91	99,2
bleiben Puppen je Ar . . .	1,7	9,0	5,7	0,9	3,2	8,0	1,0

abzüglich rund 20% für im Ovar verbliebene Eier angenommen. Über die Willkür dieses Abschlags und über die geringe Bedeutung, die ihm für das grundsätzlich hier zu Zeigende zukommen, gilt das oben Gesagte. Die Puppensterblichkeit enthält nur die an den Puppen festgestellte, nicht auch die durch *Banchus* und *Enicospilus* erzeugte Mortalität.

Die Zahlen für die Puppensterblichkeit, bezogen auf die Ausgangspopulation (Zahl der Nachkommen), sind hier noch niedriger als beim Spanner und liegen bei rund der Hälfte der für ihn gefundenen Werte; entsprechend sind die Werte für die präpupale Sterblichkeit höher. Die Mortalitätsfaktoren haben sich also noch mehr als beim Spanner in den vor der Verpuppung liegenden Entwicklungsstadien ausgewirkt. Es sind daher aus dem Puppenmaterial hier noch beschränktere Aufschlüsse für die Populationsbewegung der Eule zu erwarten.

Wie beim Spanner ist auch für die Forleule der Anlaß zum Aufstieg der Populationskurve 1935/37 unbekannt. In dieser Zeit (Abb. 4 u. 8) ist die Eiproduktion hoch, besonders im Jahre 1936; der Weibchenanteil ist ohne Bedeutung für Änderungen der Fruchtbarkeit, da er während des ganzen Beobachtungszeitraumes konstant blieb. Die Mortalität durch Parasitierung, Verpilzung, Verjauchung und Vertrocknung der Puppen ist gering.

Der Abstieg der Populationskurve 1937/39 ist begleitet von einem Absinken des Puppengewichts, das sich 1937 und in noch stärkerem Maße 1938 bemerkbar macht. Man wird auch hier an Zusammenhänge mit der trockenheißen Witterung der Vegetationszeit 1937 denken müssen, die sich — wie schon im vorigen Abschnitt ausgeführt — vermutlich hemmend auf die Fraßtätigkeit der Raupen auswirkte. Die Verringerung des Puppengewichts ist mit einer entsprechenden Minderung der Eiproduktion verknüpft; sie ist erheblich: einer Eiproduktion von 197 im Frühjahr 1936 steht eine solche von 117 im Frühjahr 1938 gegenüber (Tab. 23); das ist eine Reduktion um rund 40%. Trotzdem reicht die Verringerung der Eizahlen nicht aus, um die Abnahme der Populationsdichte zu erklären. Sie wurde ergänzt durch erhöhte Mortalität, die in den Generationen 1937/38 und 1938/39 insgesamt 99,4 und 99,9% betrug, also den normalen Vernichtungsquotienten übertraf; davon entfielen auf die Puppenmortalität nur 0,6 und 0,5%. Auch im Gegensatz zum Spanner hat sich die Minderung des Puppengewichtes offenbar nicht auf die Sterblichkeit der Puppen ausgewirkt; während die kleinen Spannerpuppen in erheblichem Maße verpilzten, sind Verpilzung, Verjauchung und Vertrocknung der Eulenpuppen 1938 zwar etwas, aber nicht nennenswert höher als im Jahr zuvor. Im folgenden Jahr, 1939, ist die Verjauchung der Eulenpuppen erheblich; innerhalb der Gesamtmortalität bleibt das ohne wesentliche Bedeutung. Die Parasitierung steigt, wenn man die Kokons von *Banchus* und *Enicospilus* einbezieht, von 1937 bis 1939 stetig an; im Verhältnis zur Reduktion der Wirtszahl ist aber das Ansteigen des Parasitierungsprozentes nicht bedeutend: während sich die Zahl der Eulenpuppen von 1937 bis 1939 auf $^1/_{10}$ verringerte, stieg das Parasitierungsprozent „nur" auf etwa das $3\frac{1}{2}$fache.

Die Erhöhung der Populationsdichte 1939/41 scheint wieder gekoppelt zu sein mit einem Anstieg der Eiproduktion, sofern wir den nur auf 3 Puppen basierenden, besonders niedrigen Wert für die Eierzeugung des Jahres 1939 unberücksichtigt lassen. Ausschlaggebend ist aber wohl wieder die Mortalität in den präpulen Stadien, die 1939 auf 65% zurückfällt; die Sterblichkeit im Puppenstadium wiegt infolgedessen schwer, kann aber die Gesamtmortalität nicht auf das normale Maß heben. Der abnorm hohe Niederschlag im Juni und Juli 1939 mag sich auf die Tätigkeit der Parasiten ausgewirkt haben. Allerdings bleibt die im Puppenstadium festgestellte Parasitierung — einschließlich *Banchus* und *Enicospilus* — verhältnismäßig hoch. Die Verjauchung der Puppen sinkt stark ab und die Verpilzung erreicht 1940 ihr Minimum. Grundsätzlich läßt sich auch für den Verlauf der Eulenkurve ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Retrogradation und Konstitution des Bevölkerungsrestes annehmen, wie er für die Entwicklung der Spannerpopulation im gleichen Zeitraum vorgeführt wurde; auch hier können die aus dem Zusammenbruch 1937/38 übriggebliebenen Individuen höchstwertige Nachkommen geliefert haben, deren Vermehrung auch durch ungünstige Unweltseinflüsse nicht aufzuhalten war.

Zu Beginn des Abstiegs der Populationsdichte 1941/43 sind Verpilzung und Vertrocknung angestiegen, Verjauchung und Parasitierung gefallen. Die Eiproduktion ist 1941 hoch, 1943 etwas abgesunken. Wieder aber ist die Entscheidung für die Reduktion der Populationsdichte 1941 bereits während der präpupalen Stadien gefallen, die eine Sterblichkeit von 99,2% aufweisen.

Man hat — überblickt man die vorstehenden Erörterungen — durchaus den Eindruck, daß die Änderungen in der Eiproduktion wohl den Wechsel der Populationsdichten mitbestimmten, daß aber entscheidend war die bei den Untersuchungen nicht erfaßte Sterblichkeit der präpupalen Stadien. Hierauf mag auch zurückzuführen sein, daß sich — anders als beim Kiefernspanner — Populations- und Schlüpf- bzw. Mortalitätskurven im Puppenstadium schlecht miteinander in Beziehung bringen lassen. Während die Schlüpfkurve des Spanners v o r einem Abstieg der Populationskurve absank und v o r ihrem Aufstieg ebenfalls stieg, fallen für die Forleule Maximum (1937) und Minimum (1939) der Populations- und der Schlüpfkurve zusammen; es läßt sich hier also nicht sagen: w e i l ein größerer Prozentsatz der Puppen gesund war, vermehrte sich die Population. Offenbar spielte im Beobachtungszeitraum die Mortalität der Puppen für die Populationsdynamik der Forleule eine ganz untergeordnete Rolle.

c) Kiefernschwärmer

Wie Tabelle 47 zeigt, gilt auch für den Schwärmer, daß die Mortalität im Puppenstadium, bezogen auf die Ausgangspopulation, innerhalb der Gesamtsterblichkeit wenig Bedeutung besitzt. Der Populationsanalyse wurde ein gleichbleibender Weibchenanteil von rund 50% und eine Eizahl von 120 (entsprechend NUNBERG) zugrunde gelegt. Die Puppensterblichkeit nimmt innerhalb der Gesamtmortalität nur Werte zwischen 1,4 und 12% ein und liegt damit relativ noch niedriger als bei Spanner und Eule. Die Entschei-

Tabelle 47
Populationsanalyse des Kiefernschwärmers. Schorfheide 1935—1944

Jahr	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
Puppenzahl je Ar	19	91	137	151	104	172	116	66	140	59
davon vernichtet in % . .	58	46	71	45	67	47	65	79	71	73
desgl. bezogen auf die Zahl abgelegter Eier		9	3	3	1,4	4	1,4	2,2	12	1,8
bleiben Falter, absolut . .	8	49	40	83	34	92	41	14	41	16
davon Weibchen, absolut	4	24	20	41	17	46	20	7	20	8
Zahl der Nachkommen . .	480	2880	2400	4920	2040	5520	2400	840	2400	960
davon vernichtet in % . .	81	95	94	98	92	98	97	83	98	95
bleiben Puppen je Ar . . .	91	137	151	104	172	116	66	140	59	44

dungen über das Auf und Ab der Populationskurve sind im wesentlichen während der präpupalen Stadien gefallen. Einigermaßen gesicherte Zusammenhänge zwischen den verhältnismäßig schwachen Schwankungen der Populationskurve und den im Puppenstadium beobachteten Mortalitätsfaktoren oder der einzigen, 1943 festgestellten Abweichung des Weibchenanteils von dem sonst recht gleichmäßigen Wert sind nicht zu erkennen.

d) Erörterung der Ergebnisse

In allen Fällen waren für die Populationsdynamik der drei Arten die Ereignisse v o r der Verpuppung von größerer Bedeutung als das Geschehen im Puppenstadium. Die Mortalität der präpupalen Stadien übertraf diejenige der Puppen regelmäßig um ein Mehrfaches.

In Tabelle 48 sind aus den drei vorhergehenden Zahlenübersichten zusammengestellt die niedrigsten und höchsten Werte für die im Puppenstadium und in den präpupalen Entwicklungsstadien ermittelte Mortalität. Die sich dabei ergebenden Variationsbreiten werden vom Spanner über die Eule zum Schwärmer kleiner; mit anderen Worten: die Mortalität hat sowohl vor als auch nach der Verpuppung am stärksten geschwankt beim Spanner, weniger stark bei der Eule und am schwächsten beim Schwärmer. Diese Feststellung ergibt sich auch bei einigermaßen gleichbleibender Fruchtbarkeit aus den verschieden hohen Amplituden der Populationskurven.

Tabelle 48
Extreme und Variationsbreiten der Mortalität

		Minimum	Maximum	Variationsbreite
Puppenstadium . . .	Spanner	34	93	59
	Eule	25	77	52
	Schwärmer	45	71	26
präpupale Stadien .	Spanner	42	99	57
	Eule	65	99	34
	Schwärmer	77	98	21

Neben der Sterblichkeit sind für die Schwankungen der Bevölkerungsdichten Änderungen der Fruchtbarkeit bei der Eule (Eiproduktion) bis zu einem gewissen Grade, bei Spanner (Weibchenanteil) und Schwärmer kaum nennenswert von Bedeutung gewesen.

Aufschlußreich ist das Verhalten der drei Arten in und nach der trockenheißen Vegetationszeit 1937. Während Spanner und Eule sehr stark reagierten, blieb die Populationskurve des Schwärmers offenbar unbeeinflußt. Die Raupenzeit des Kiefernschwärmers liegt bzw. beginnt später als die von Eule und Spanner; immerhin haben auch die Schwärmerraupen, allerdings nicht in solch extremer Weise wie die Raupen von Eule und Spanner, 1937 Hitze und Trockenheit und im Jahre darauf die gleiche Wetterkonstellation noch einmal über sich ergehen lassen müssen. Wenn man will, kann man das schwache Absinken der Populationskurve 1938/39 und die besonders hohe präpupale Sterblichkeit 1938 hiermit in Verbindung bringen. Doch herrscht der Eindruck vor, daß der Kiefernschwärmer — im Gegensatz zu Forleule und Kiefernspanner — in seiner Populationsdynamik nur wenig vom Wetter beeinflußt wird; zu dem gleichen Resultat kam Gösswald auf Grund von Laboratoriumsuntersuchungen.

IV. Zusammenfassung und Folgerungen

Elf Jahre hindurch ausgeführte Untersuchungen an überwinternden Insektenstadien, die aus Kiefernbeständen der Schorfheide und vorwiegend aus dem „eisernen Bestand" stammten, lieferten folgende Ergebnisse:

1. Bei den Puppen des Kiefernspanners lag der Weibchenanteil regelmäßig um 54%; Abweichungen nach unten oder oben kamen bei starken Änderungen der Populationsdichte vor. Die geschlüpften Falter zeigten ungefähr das gleiche Geschlechterverhältnis wie die Puppen. Es waren mehr männliche als weibliche Puppen parasitiert.

2. Die Puppen der Forleule wiesen durchweg einen gleich hohen Weibchenanteil von etwa 51% auf. Im Falterstadium fand sich einmal bei starkem Anstieg der Populationskurve ein erhöhter Weibchenanteil. Die männlichen Puppen waren (allerdings ohne statistische Sicherheit) stärker parasitiert als die weiblichen.

3. Der Weibchenanteil der Puppen des Kiefernschwärmers lag im allgemeinen bei etwa 47%; in einem Fall wurde eine (statistisch wahrscheinliche) Abweichung nach oben beobachtet. Im Falterstadium war die Abweichung wieder ausgeglichen. Weibliche Puppen waren (mit statistischer Wahrscheinlichkeit) stärker parasitiert als männliche.

4. Eine statistisch gesicherte Erhöhung des Weibchenanteils (Forleule) fiel auf den ansteigenden, zwei ebenfalls gesicherte Erniedrigungen (Kiefernspanner) fielen auf absteigende Äste der Populationskurven.

5. Das Puppengewicht des Kiefernspanners betrug im Mittel 146 (♀) bzw. 105 (♂) mg; Übergewichte fanden sich auf ansteigenden, Untergewichte auf absteigenden Ästen der Populationskurven. Die Eiproduktion lag in den Beobachtungsjahren ziemlich gleichmäßig bei 140 Eiern je Weibchen und zeigte keine Beziehung zum wechselnden Puppengewicht.

6. Die Puppen der Forleule besaßen ein mittleres Gewicht von 269 (♀) bzw. 266 (♂) mg; höhere Gewichte fanden sich beim Anstieg, niedrigere beim Abfall der Populationsdichte. Die Eiproduktion schwankte — von durchschnittlich 109 bis 197 Stück je Weibchen — beträchtlich und entsprach ungefähr dem Puppengewicht; hohe Eizahlen fanden sich regelmäßig auf dem ansteigenden Ast oder im Maximum, niedrige beim Abstieg oder im Minimum der Populationskurve.

7. Die Puppengewichte des Kiefernschwärmers betrugen im Durchschnitt 2181 (♀) bzw. 2004 (♂) mg und schwankten verhältnismäßig wenig.

8. Gesunde, parasitierte und kranke Puppen hatten unterschiedliche Gewichte, folgten aber der allgemeinen Tendenz der Gewichtsentwicklung.

9. Das Schlüpfprozent der Kiefernspannerpuppen schwankte in den einzelnen Jahren zwischen 3 und 66%; hohe Werte fanden sich bei Zunahme, niedrige bei Abnahme der Bevölkerungsdichte. Ausschlaggebend für die Schwankungen der Mortalität war im allgemeinen die Verpilzung, während Parasitierung, Verjauchung und Vertrocknung eine geringere Rolle spielten.

10. Die Puppen der Forleule wiesen ein Schlüpfprozent von 31 bis 80 auf; verantwortlich für die Schwankungen der Sterblichkeit waren alle in Frage kommenden Mortalitätsfaktoren.

11. Das Schlüpfprozent der Puppen des Kiefernschwärmers lag zwischen 21 und 55. Für die Schwankungen der Schlüpfkurve waren im wesentlichen verantwortlich Verpilzung, Verjauchung und Vertrocknung, während die Parasitierung ziemlich bedeutungslos blieb. In drei aufeinanderfolgenden Jahren lag ein Anteil der Puppen über.

12. Die gefundenen Parasiten wurden genannt. Besondere Beobachtungen über Populationsdichten, Erscheinungszeiten, Entwicklungsdauer, Geschlechterverhältnis, Kokongewichte und Sterblichkeit der Parasiten wurden mitgeteilt.

13. Die Erscheinungszeiten der Falter von Kiefernspanner, Forleule und Kiefernschwärmer und ihre Abhängigkeit von der Temperatur wurden vorgeführt.

14. Ein Vergleich der Populationsdichten mit dem Wetter der Jahre ergab keine klaren Zusammenhänge; insbesondere zeigte sich kein Aufstieg der Bevölkerungskurven nach warmtrockenen Vegetationszeiten, nach „Weinjahren".

15. Auch hinsichtlich des Weibchenanteils ließen sich keine gesicherten Beziehungen zu den Wetterverhältnissen erkennen. Dagegen wurde bei Spanner und Eule offenbar das Puppengewicht durch warmfeuchtes Wetter infolge erhöhter Fraßtätigkeit der Raupen gefördert, durch heißtrockenes Wetter infolge Hemmung der Nahrungsaufnahme gemindert.

16. Der extrem strenge Winter 1939/40 bewirkte keine erhöhte Sterblichkeit der Puppen. Krankheiten scheinen im Puppenstadium besonders häufig aufgetreten zu sein, wenn die vorangegangene Raupenzeit kühl-feucht oder auch heiß-trocken war.

17. Für die Forleule ergab sich eine klare Relation zwischen Wirtsdichte und Menge der überwiegend univoltinen Parasiten. Bei Spanner und Schwärmer war eine derartige Beziehung nicht zu erkennen, vermutlich weil ihre Parasiten größtenteils plurivoltin und auf Zwischenwirte angewiesen sind. Bezogen auf sämtliche gefundenen Arten waren Parasiten in unverhältnismäßig kleinerer Zahl als Wirtstiere vorhanden.

18. Die Ursachen für den Anstieg der Populationskurve des Kiefernspanners 1935/37 sind aus dem vorliegenden Material nicht zu erkennen. Der Abstieg 1937/39 wurde wahrscheinlich ausgelöst durch die trockenheiße Witterung der Vegetationszeit 1937; sie hemmte die Nahrungsaufnahme der Raupen, infolgedessen trat hohe Sterblichkeit unter ihnen auf, der übrigbleibende Rest war unterernährt und lieferte schwache Puppen, die zum großen Teil an Mykose eingingen. Aus dieser Katastrophe blieben vermutlich nur Tiere mit besten Erbanlagen übrig, deren Nachkommen, widerstandsfähig gegen Schadeinwirkungen, die Populationsdichte 1939/41 wieder ansteigen ließen.

19. Die Erhöhung der Populationsdichte der Forleule 1935/37 ist hinsichtlich ihrer Ursachen ungeklärt. Beim Abstieg 1937/39 spielte vermutlich auch die trockenheiße Witterung der Vegetationszeit 1937 eine Rolle; die Verringerung des Puppengewichts war mit einer erheblichen Minderung der Eiproduktion verbunden; sehr hohe Mortalität wirkte sich vor allem in den präpupalen Stadien aus. Der Anstieg der Bevölkerungskurve 1939/41 war gekoppelt mit einer Erhöhung der Eiproduktion und einer Verringerung der Sterblichkeit; wahrscheinlich war auch hier die Konstitution der aus der Retrogradation übriggebliebenen Populationsglieder von Bedeutung.

20. Gesicherte Zusammenhänge zwischen der Bevölkerungsbewegung des Kiefernschwärmers und den im Puppenstadium festgestellten populationsdynamischen Faktoren waren nicht zu erkennen.

21. Die Mortalität in den präpupalen und pupalen Stadien schwankte am stärksten beim Kiefernspanner, weniger stark bei der Forleule und am wenigstens beim Kiefernschwärmer. Neben der Sterblichkeit sind für die Populationsbewegungen Änderungen der Fruchtbarkeit bei der Eule (Ei-

produktion) bis zu einem gewissen Grade, bei Spanner (Weibchenanteil) und Schwärmer kaum nennenswert von Bedeutung gewesen. Anscheinend wurde der Schwärmer, im Gegensatz zu Eule und Spanner, in seiner Populationsdynamik nur wenig vom Wetter beeinflußt.

Über das populationsdynamische Geschehen zuzeiten hoher Bevölkerungsdichte sind wir dank zahlreicher Untersuchungen verhältnismäßig gut unterrichtet; ob die bei Gradationen gewonnenen Erkenntnisse auch auf Zeiten geringer Populationsdichten anwendbar sind, mußte bisher dahingestellt bleiben (29, S. 292). Die vorliegende Arbeit zeigt, daß auch im eisernen Bestand alle die Faktoren wirksam sind, denen wir bei Massenvermehrungen begegneten: abiotische, vor allem in Gestalt der Witterung, biotische als Parasiten, Krankheitserreger und (in den Untersuchungen allerdings nicht erfaßte) Räuber sowie auch sogenannte innere Faktoren; der Nahrungsfaktor spielte für die Lepidopterenraupen keine Rolle, wohl aber in Gestalt des Wirtsangebots für die Parasiten. Die Faktoren beeinflußten sowohl die Fruchtbarkeit als auch die Sterblichkeit der Tiere. Das Geschlechterverhältnis des Kiefernspanners wurde abgewandelt offenbar durch die Witterung und — in geringem Umfang — durch Parasiten; das Puppengewicht und damit die Eiproduktion der Forleule verringerten sich stark nach Wettereinflüssen, welche anscheinend die Fraßtätigkeit der Raupen hemmten. Die Mortalität war abhängig vom Wetter, wobei dieses weniger unmittelbar als mittelbar durch Förderung der Krankheitserreger oder Schaffung geeigneter Disposition bei den Wirtstieren wirkte, ferner vom Auftreten der Parasiten und Krankheiten sowie schließlich von der Konstitution der Tiere.

Wie bei Gradationen zeigte sich, daß zahlreiche Faktoren neben- und nacheinander die Populationsdynamik bestimmen, daß Kettenwirkungen entstehen, die durch einen bestimmten Faktor ausgelöst werden können, und daß die Faktoren untereinander mehr oder weniger eng verbunden sind. Die Bevölkerungsbewegung der Forleule ließ sich in dem beobachteten Zeitraum zurückführen auf Änderungen der Eiproduktion und auf wechselnde Sterblichkeit, an der eine große Zahl von Mortalitätsfaktoren in den Entwicklungsstadien der Generationen nacheinander und zu gleicher Zeit in schwankender Häufigkeit nebeneinander beteiligt war. Die Bedeutung der Faktoren war unterschiedlich. Gelegentlich konnte ein einzelner Faktor maßgeblichen Einfluß gewinnen und eine Folge von weiteren Wirkungen auslösen. So hemmte anscheinend die Dürre 1937 die Fraßtätigkeit der Spannerraupen; die Folge waren hohe Raupensterblichkeit, abnorm geringes Gewicht der übriggebliebenen Spannerpuppen, erhöhte Anfälligkeit der Puppen gegenüber Krankheitserregern, starke Verpilzung der Puppen; gleichzeitig aber war durch offenbar stärkere Sterblichkeit der männlichen Raupen das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen verschoben. Die Verflechtung der Faktoren untereinander zeigte sich immer wieder: das Auftreten von Krankheiten war abhängig vom Wetter; während die vorwiegend univoltinen Parasiten der Forleule in ihrer Bevölkerungsbewegung ziemlich klar dem Wirtstier folgten, war bei den meist plurivoltinen Parasiten von Spanner und Schwärmer keine derartige Relation zu erkennen, weil sie auf Zwischenwirte angewiesen sind; auf häufiges Vorkommen derartiger Zwischenwirte folgte höhere Parasitierung der Spanner- und Schwärmerpuppen.

Es wird also auch für die Zeiten der Latenz bestätigt, daß die Populationsdynamik der Insekten nicht bei isolierter Betrachtung eines Faktors oder weniger Faktoren, sondern nur in der Gesamtschau des Gradocoens (28) begriffen werden kann. Die gedanklich und auch im Experiment isolierbaren Einzelfaktoren fügen sich im natürlichen Biotop zu einem durchaus komplexen Gebilde zusammen.

Außer dieser allgemeinen und grundsätzlichen Erkenntnis wurden bemerkenswerte spezielle Resultate gewonnen, von denen nur einige noch einmal herausgegriffen werden sollen. In Bestätigung früherer Erfahrungen (2, 5) zeigte sich, daß Maxima der Bevölkerungsdichte bei Spanner und Eule wenige Jahre nach warmtrockenen Vegetationszeiten auftraten; die bisher als günstig für die Entwicklung dieser Arten angesehene Wetterkonstellation bewirkte aber zunächst eine starke Reduktion der Bevölkerung. Im eisernen Bestand waren nicht allein biotische Gegenspieler für die Populationsdichte verantwortlich, auch das Wetter konnte, wie die Dürre 1937 mit ihrer Wirkungskette zeigte, maßgeblich eingreifen. Auf die derart entstandene Katastrophe folgte ein Aufstieg der Bevölkerungsdichte, der mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auf die geänderte Konstitution des Populationsrestes zurückgeführt wurde; trifft diese Vermutung zu, dann würde nicht nur eine Retrogradation, wie Mors und Franz ausführten, sondern auch ein Bevölkerungsanstieg durch Konstitutionsänderung ausgelöst werden können, dann würde nicht nur „jede massenhaft sich vermehrende Insektenbevölkerung bereits von Anfang an den Keim ihres Zusammenbruchs in sich tragen" (Mors, S. 203), dann könnte auch ein durch katastrophale Ereignisse erzeugter Bevölkerungsrückgang zwangsläufig die Voraussetzung für den raschen Wiederaufstieg in sich bergen.

Trotz dieser für die Gradologie der Insekten nicht unwichtigen generellen und speziellen Resultate ist das Gesamtergebnis der Untersuchungen ein Torso geblieben. Nicht nur deshalb, weil äußere Ereignisse störend eingriffen, sondern vor allem, weil in jeder Generation nur ein bestimmter und — wie sich herausstellte — für die Populationsentwicklung meist nicht entscheidender Zeitabschnitt herausgegriffen wurde. Es wird bei künftigen ähnlichen Untersuchungen notwendig sein, die ganze Reihe der Entwicklungsstadien innerhalb der Generationen zu verfolgen. Die dabei zu überwindenden Schwierigkeiten untersuchungstechnischer Natur sind zweifellos groß; doch wird man nur auf diese Weise ein geschlossenes Bild über die Populationsbewegungen der Insekten erhalten.

Literaturverzeichnis

1. Baer, W., Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten. Zeitschr. f. ang. Ent. 6, 1920, 185—246; 7, 1921, 97—163, 349—423.
2. Berwig, W., Die Forleule in Bayern. Forstwissensch. Centralbl. 48, 1926, 165—181, 209—217, 259—267, 293—297, 318—328.
3. Brandt, H., Puppengewicht, Puppengröße und Eizahl beim Kiefernspanner, *Bupalus piniarius* L. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwissensch. 7, 1936, 413—428.
4. Borchers, F. und May, E., Erfahrungen bei der Arsenbekämpfung des Kiefernspanners in biologischer und technischer Hinsicht. Forstwissensch. Centralbl. 52, 1930, 657—679, 698—714, 745—757.
5. Eckstein, F., Zoologisch-meteorologische Studien. Erste Mitteilung: Über den Einfluß von Standort und Klima auf die Gradation des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). Zeitschr. f. ang. Ent. 9, 1923, 247—305.

6. ENGEL, H., Über die Populationsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.) in verschiedenen Bestandstypen. Zeitschr. f. ang. Ent. 29, 1942, 116—163.
7. ESCHERICH, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. III u. V. Berlin 1931 u. 1942.
8. FRANZ, J., Über die genetischen Grundlagen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen. Zeitsch. f. ang. Ent. 31, 1949, 228—260.
9. FRIEDERICHS, K., Kiefernspanner und Parasiten nach der Gradation. Zeitsch. f. ang. Ent. 19, 1932, 130—143.
10. — — Die Kieferneule *(Panolis flammea)* in Mecklenburg. Forstwiss. Centralbl. 55, 1933, 369—383, 457—469, 494—500, 527—536; 56, 1934, 276—283, 295—306.
11. FRIEDERICHS, K., SCHARFFENBERG, B., und STURM, H., Über die Feinde des Kiefernspanners, mit Berücksichtigung des Mischwaldes. Zeitschr. f. ang. Ent. 27, 1941, 621—641.
12. GÖSSWALD, K., Zur Frage nach der Abhängigkeit der Entwicklung des Kiefernschwärmers *Sphinx pinastri* L. von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Zeitschr. f. ang. Ent. 22, 1936, 521—532.
13. MEYER, E., Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung der Forleule. Zeitschr. f. ang. Ent. 18, 1931, 1—56.
14. MORS, H., Der Nonnenfalter während einer Massenvermehrung. In: „Die Nonne in Ostpreußen", hsg. v. G. WELLENSTEIN. Berlin 1942, 167—206.
15. MÜLLER-KÖGLER, E., Laboratoriums- und Freilandversuche mit Kiefernspannerraupen und zwei insektentötenden Pilzen. Zeitschr. f. ang. Ent. 28, 1941, 613—645.
16. NICHOLSON, A. J., The Balance of Animal Populations. Journ. Animal Ecology 2, 1933, 132—178.
17. NUNBERG, M., Das massenhafte Vorkommen des Kiefernschwärmers *Sphinx pinastri* L. in Polen. Verh. VII. Internat. Kongreß f. Entomologie, 1939, Bd. III, 2033—2051.
18. SACHTLEBEN, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Forleule, *Panolis flammea* Schiff. (*Noct. Lep.*), und ihrer Parasiten. Arb. a. d. Biol. Reichsanst. 15, 1927, 437—536.
19. SCHIMITSCHEK, E., Beobachtungen bei dem Auftreten und der Bekämpfung der Kieferneule, *Panolis flammea* Schiff., in Niederösterreich 1930 und 1931. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen 57, 1931, 321—342, 391—406.
20. — — Die Massenvermehrung des Kiefernspanners, *Bupalus piniarius* L., und seine Bekämpfung im Jahre 1940 in der Westslowakei. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen 67, 1941, 25—46, 53—59.
21. SCHWERDTFEGER, F., Das Ende des Kiefernspannerfraßes in der Letzlinger Heide. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 63, 1931, 273—293.
22. — — Betrachtungen zur Epidemiologie des Kiefernspanners. Zeitschr. f. ang. Ent. 19, 1932, 104—129.
23. — — Die Forleule in Neuendorf 1932. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwissensch. 1932, 342—404.
24. — — Über den Verlauf von Insektengradationen. Verh. d. Dtsch. Ges. f. ang. Ent. Erlangen 1933, 32—41.
25. — — Studien über den Massenwechsel einiger Forstschädlinge. I. Das Klima der Schadgebiete von *Bupalus piniarius* L., *Panolis flammea* Schiff. und *Dendrolimus pini* L. in Deutschland. Zeitsch. f. Forst- u. Jagdwesen 67, 1935, 15—38, 85—104. II. Über die Populationsdichte von *Bupalus piniarius* L., *Panolis flammea* Schiff., *Dendrolimus pini* L., *Sphinx pinastri* L. und ihren zeitlichen Wechsel. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 67, 1935, 449—482, 513—540. III. Untersuchungen über die Mortalität der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) im Krisenjahr einer Epidemie. Mitt. a. Forstwirtsch. u. Forstwissensch. 1934, 417—474.
26. — — Über Genauigkeit und Arbeitsaufwand bei prognostischen Untersuchungen. Anz. f. Schädlingskunde 13, 1937, 141—144.
27. — — Prognose und Bekämpfung forstlicher Großschädlinge. 2. Aufl. Berlin 1941.
28. — — Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Zeitschr. f. ang. Ent. 28, 1941, 254—303.
29. — — Die Waldkrankheiten. Berlin 1944.
30. — — Die natürliche Regelung der Populationsdichte bei den Forstinsekten. Verh. IX. Int. Kongreß f. Ent. Amsterdam 1951. Im Druck.
31. STAHL, G., Über die Beziehungen zwischen Puppendurchmesser, Puppengewicht, Puppenvolumen und Eizahl beim Kiefernspanner, *Bupalus piniarius* L. In: „Der Kiefernspanner 1937", hsg. v. F. SCHWERDTFEGER. Hannover 1939, 113—123.
32. STATELOW, N., Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie des Baumweißlings, *Aporia crataegi* L. (Der Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf Entwicklungsdauer und Sterblichkeit.) Zeitsch. f. ang. Ent. 21, 1935, 523—546.

33. Steiner, P., Zur Kenntnis der Parasiten des Kiefernspanners. Zeitsch. f. ang. Ent. 17, 1931, 601—630.
34. Subklew, W., Untersuchungen über die Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L.). In: „Der Kiefernspanner 1937", hsg. v. F. Schwerdtfeger, Hannover 1939, 10—51.
35. Thalenhorst, W., Die Puppengewicht-Eizahlrelation der Forleule (*Panolis flammea* Schiff.). Anz. f. Schädlingskunde 14, 1938, 105—109.
36. — — Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Zeitschr. f. ang. Ent. 32, 1950, 1—48.
37. Voûte, A. D., Classification of factors influencing the natural growth of a population of insects. Acta biotheoretica 7, 1943, 99—116.
38. — — Regulation of the density of the insect-populations in virginforests and cultivated woods. Arch. Néerlandaises de Zoologie 7, 1946, 435—470.
39. Weber, E., Grundriß der biologischen Statistik. Jena 1948.
40. Zwölfer, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kiefernеule, *Panolis flammae* Schiff. Zeitschr. f. ang. Ent. 17, 1931, 475—562.
41. — — Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne, *Lymantria monacha* L. (Vermehrungspotential und Sterblichkeit der Entwicklungsstufen in ihren Beziehungen zu Temperatur und Luftfeuchtigkeit.) Zeitschr. f. ang. Ent. 20, 1934, 1—50.

Branch of Forest Entomology, Forest Research Institute, Dehra Dun, India

A new mode of copulation in the short-horned grasshoppers *(Orthoptera, Acridiidae)*

By

Kailash Nath Katiyar, M. Sc.

With 2 Text-Figures and 1 plate

Communicated by Dr. M. L. Roonwal, F. N. I.

Contents: I — Introduction Page 284. — II — Material Page 285. — III Copulation in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar Page 285. — IV — Correlation between relative body-size of the two sexes and the mode of copulation in the Acridiidae Page 288. — V — Summary Page 289. — VI — References Page 289.

I. Introduction

The usual mode of copulation in the family *Acridiidae*, which comprises the locusts and grasshoppers, is as follows (vide Uvarov, 1928): The male, which is the more excited of the pair, rides on the female head to head, and the terminal ends of the two abdomens interlock with each other, the male abdomen bending down to either the right or the left of the female abdomen to achieve that purpose. As a rule, the male repeatedly copulates with the same female or other females, and lives several days, or even weeks, after coitus.

Jhingran (1944) recorded a second mode of copulation in *Heteracris*) capensis* Thünberg in which the male, which is much smaller than the female, does not ride on the latter during coitus but lies at its side (Pl., Fig. 1).

During a study of the bionomics of the Indian Acridiidae, I observed an altogether new mode of copulation in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar, in which the male neither rides on nor lies at the side of the female during coitus, but hangs helplessly from the female abdomen (P. 2; and Text-fig. 1), being dragged about in copula by the active female for as many as 32 hours at a stretch, after which the exhausted male usually dies almost immediately. The details of this new mode of copulation are described below.

Acknowledgements. — I express my gratefulness to Major Dr. M. L. Roonwal, Forest Entomologist, for his sympathetic and kind guidance in my study and for giving me laboratory facilities. I am also thankful to Dr. V. G. Jhingran for allowing me to publish the photograph of *Heteracris capensis* Thünberg (Pl., Fig. 1).

*) For Heteracris read *Choreodocus* throughout.

II. Material

In early September 1951 a large number of nymphs of *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar, from the 2nd to the 5th stages, were collected from the bamboo area in the New Forest Estate of the Forest Research Institute, Dehra Dun. In a few days, the nymphs became adults in the experimental cages in the Insectary.

On 8th September the first copulating pair was seen. Subsequently, over 20 different pairs were studied carefully and nearly 8 were observed, in field, all mating in the peculiar manner mentioned above. The mating season lasts from about 8th to 30th September (Table 1), after which no mating pairs were met with.

Table 1
Mating records in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar in Dehra Dun

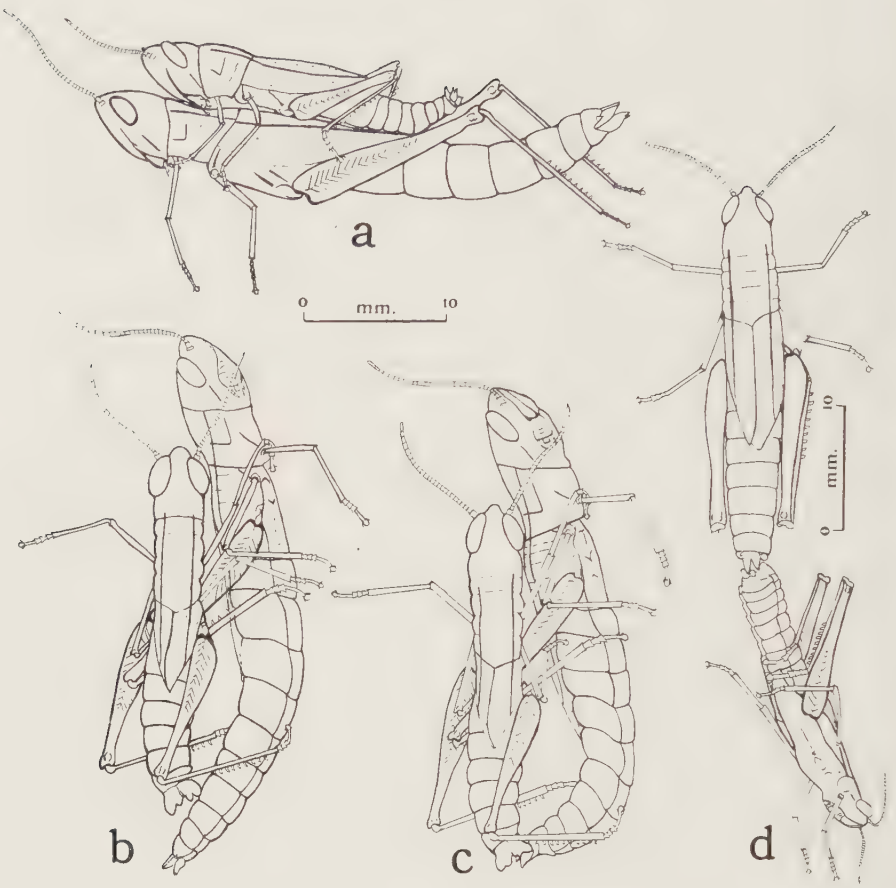
Dates	Number of pairs mating	
	In Insectary	In field
8. 9. 51	1	—
11. 9. 51	3	—
16. 9. 51	7	3
21. 9. 51	11	2
25. 9. 51	2	—
30. 9. 51	1	2

III. Copulation in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar

(Pl. and Text-figs. 1 and 2)

During and before coitus, sexual excitement is primarily exhibited by females rather than males. When sexually excited, the mature females brush their antennae against the body of other adults and nymphs of either sex. As a result of this brushing, the mature males become excited and one of them clasps the female from her back. It was repeatedly seen that females take the initiative in making advances, even though, in the experimental cages, the males were fully matured 10—16 days earlier than the females. Once the male is excited, it takes an active part in coitus. The first few approaches of the sexually excited male are, however, invariably discouraged by the female. This is done either by her walking away or by kicking away the male with her strong hind legs. Ultimately the male succeeds in climbing over the back of the female, sometimes approaching slowly from her sides. In this position, the head of the male lies just above the occiput of the female, his front legs clasp her front coxa and sometimes the pronotum, his claws catch hold of her front coxa or the lower margin of the pronotum, and his middle legs clasp her metathorax near the base of the latter's hind legs. The hind legs of the male remain slightly raised and the abdomens of both female and male lie parallel to each other (Text-fig. 1 a).

Having established himself firmly on the back of the female, the male clasps her 3rd or 4th abdominal segment laterally with his hind legs, slowly removes his left leg from the coxa of her front leg and fixes it on the ground or on the margin of the leaf, as the case may be. He then pushes away the female abdomen with his middle legs and drags her closer with his right front leg which is already fixed on the coxa of her right front leg, so that the female is half tilted on her left side, her right legs are raised in the air and she becomes more or less helpless (Text-fig. 1 b).



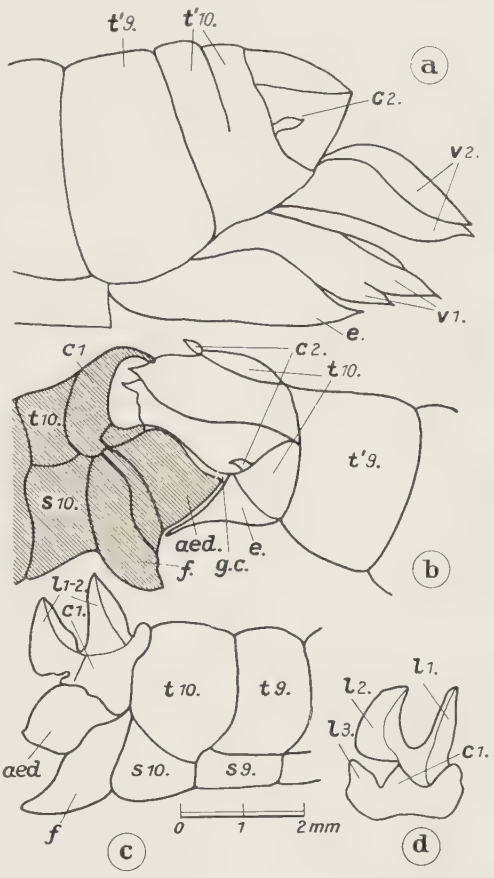
Text-fig. 1. Various stages in the process of copulation in ***Parahieroglyphus bilineatus*** Bolivar. a) First stage. Male has just succeeded in climbing over back of female. b) Second stage. Male has tilted the female on the left side and made her more or less helpless. c) Third stage. Male has succeeded in making a loop of the female abdomen and is about to interlock his genitalia with that of the female. d) Fourth stage. Male hangs passively attached to end of female abdomen

Next, the male pushes away the abdomen of the female with his middle legs, assisted by the claws of his hind legs, in order to make a loop of her abdomen. The male then slides slightly backwards, turns his abdomen from side to side and with his protruding aedeagus searches the genital plate of the female, catching hold this part with his obtuse 3-lobed cerci (Text-fig. 2d). During this manoeuvre the female gives furious jerks with her hind legs to dislodge the male, but to no effect. The male continues to bend her abdomen more and more with his middle legs and cerci, and at the same time his aedeagus advances towards the lower ovipositor valves of the female. The male, however, has considerable difficulty in interlocking his genitalia with that of the female, for the latter keeps moving her abdomen to and fro and also closes her ovipositor valves firmly. For successful interlocking, the male has to wait for about 10—40 minutes to take his

chance which he gets when the female voids the faeces and thus opens the ovipositor valves. The aedeagus then feels its way between the lower ovipositor valves of the female and his 3-lobed cerci clasp the female subgenital plate firmly (Text-fig. 1 c).

No sooner does the interlocking take place, then the male automatically f a l l s b a c k in the opposite direction (Plate, Figs. 2—4; and Text-fig. 1 d). The female now turns herself right again, rests her front and middle legs on the ground, while her hind-legs lie parallel to her abdomen. The male lies on his right or left side, hanging, so to speak, from the female. When the male was artificially turned over and made mechanically to take his original position on the back of the female, he fell back to the "hanging" position as soon as the external force was released.

The pair remains in copulation for several hours, in some cases as long as over 32 hours (Table 2). During copulation, the female walks and even makes little jumps, but does not fly. She freely feeds and voids faeces. The male, however, neither feeds nor is able to void faeces; he just continues to hang passively attached to the end of the female abdomen. From time to time the male and female make movements with their hind legs due to sexual excitement. Separation of the copulating pair occurs only when the process of copulation is completed, and is preceded by simultaneous jerks of the hind legs and the abdomen given by both members of the pair.



Text-fig. 2. The disposition of the male and female genitalia during copulation in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar. a) Side-view of female genitalia. b) An enlarged portion of ♂ and ♀ genitalia when aedeagus just feels its way into the ovipositor valves of the female. Male parts are shaded. c) Side-view of the male genitalia with protruding aedeagus. d) 3-lobed cerci of male. aed., aedaegus; c 1., cerci of male; c 2., cerci of female; e., egg-guide; f., flap of aedeagus; g. c., genital chamber; C 1-3, lobes 1-3 of male cerci; t 9, t 10., 9th and 10th terga of male; t'9, t'10., 9th and 10th terga of female; s 9, s 10., 9th and 10th sterna of male; s'9, s'10., 9th and 10th sterna of female; v 1, v 2., upper and lower pair of valves respectively of the female ovipositor

After copulation, the male survives hardly more than 8 minutes, often less if the duration of copulation exceeds about 4 hours (Table 2). Quite often, he dies almost immediately on the cessation of copulation, evidently owing to extreme exhaustion. A female may mate 1—4 times with different males. Sometimes a male mates twice with the same or another female.

Table 2
Relationship between duration of copulation and the post-copulation survival of male in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar

Females under observation	Date	Time	Duration of copulation	Condition of ♂ after copulation
Female No. 1.	8. 9. 51	9.10 a.m. —2.30 p.m.	5 hrs. 20 mins.	Male died after 8 mins.
	11. 9. 51	9.0 a.m. —9.25 p.m.	12 hrs. 25 mins.	Male died after 4 mins.
	14. 9. 51 & 15. 9. 51	11.30 a.m. 8.10 p.m. (next day).	32 hrs. 40 mins.	Male died immediately after end of copulation.
	17. 9. 51	12.5 p.m. —8.18 p.m.	8 hrs. 13 mins.	Male died after 5 mins.
Female No. 2.	11. 9. 51	10.30 a.m. — 12.10 p.m. —	1 hrs. 40 mins.	Male survived and again mated with the same female.
	11. 9. 51	5.20 p.m. — 11.00 p.m.	5 hrs. 40 mins.	Male died after 3 mins.

The interlocking of the male and female genitalia is so firm that when the two sexes were pulled apart the intersegmental membrane of the abdomen of both began to stretch and there was danger of the body-parts being mutilated by being torn apart.

IV. Correlation between relative body-size of the two sexes and the mode of copulation in the Acridiidae

The peculiar mode of copulation in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar described above is evidently due to the mechanical impossibility of the male to introduce his aedeagus into the vagina of the female by the usual mode of Acridian copulation, viz., the "riding" posture, because of the shortness of the male abdomen. The "lateral" posture in *Heteracris capensis* Thünberg (JHINGRAN, 1944) is evidently due to a like cause. The cerci of the male in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar are highly developed in order to secure a very firm grip on the female genitalia. From Table 3, where comparative measurements of the body-length of males and females of some species of Acridiidae are given, it seems highly probable that there exists a difinite correlation between the mode of copulation and the relative body-length of the sexes in a species. As the ♀/♂ ratio of body-length rises the mode of copulation changes from the "riding" to the "hanging" mode. Thus, when the ratio is about 1.07—1.33, copulation is by Mode I ("riding"); when the ratio is about 1·5, Mode II ("lateral" posture) occurs; when the ratio is about 1·7, Mode III or "hanging" posture occurs (Table 3).

Table 3
Correlation between relative body-size of the two sexes and the mode of copulation in the Acridiidae

Species	Female		Male		Ratio ♀/♂ in body-length	Mode of copulation
	No. of counts	Average body-length (mm)	No. of counts	Average body-length (mm)		
1. *Aularches punctatus* Drury	9	55.5	8	43.5	1.27	Mode I. "Riding" mode. Common method of copulation. ♂ rides on back of ♀. (See Uvarov, 1928, for summary.)
2. *Exprepocnemis roseus* Uvarov	10	25.4	10	18.9	1.33	
3. *Schistocerca gregaria* (Forsk.)	5	58.42	5	54.5	1.07	
4. *Heteracris**) *capensis* Thünberg	2	59.5	2	39.5	1.51	Mode II (Jhingran 1944). "Lateral" mode. Male remains at side of the female (Pl. 1, Fig. 1).
5. *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar	10	36.9	10	21.4	1.72	Mode III (present account). "Hanging" mode. ♂ neither rides on back of ♀ nor lies at her side, but hangs passively attached to abdomen of ♀ (Pl. 1, Fig. 2-3).

*) Choreodocus.

V. Summary

1. A new mode of Acridian copulation is described in *Parahieroglyphus bilineatus* Bolivar. Sexual excitement here is expressed primarily by the females which move about its antennae excitedly; when they brush against the mature male, the latter gets excited. Thereafter, the male climbs over the back of the female and tries to interlock his genitalia with that of female, this being brought about in a laborious manner. When this is accomplished, the male is thrown back on the opposite direction, and lies hanging to the female. In this helpless position the male neither feeds nor shows any other sign of activity except occasional jerks of his genitalia. The female, however, moves about freely, dragging the male behind her; she feeds and voids faeces.

2. Copulation lasts from about 2—32 hours. Males which remain in copulation for over 4 hours die immediately, or within a few minutes, of the termination of copulation, due evidently to extreme exhaustion.

3. The three modes of copulation hitherto described in the Acrididae are probably correlated with the relative body-size of the two sexes in a species.

VI. References

Jhingran, V. G. (1944), An unusual mode of copulation in *Heteracris capensis* Thünberg (Acridiidae). Indian J. Ent., New Delhi, 5 (1—2) [1943], pp. 243—244.

Uvarov, B. P. (1928), Locusts and Grasshoppers. A Hand-Book for their Study and Control. London (Imp. Bur. Ent.).

VII. Plate

Fig. 1. ***Heteracris capensis*** Thünberg, in copulation. (Original photograph, by Dr. V. G. Jhingran, reproduced by his kind permission.)
Fig. 2. ***Parahieroglyphus bilineatus*** Bolivar, in copulation on grass-leaf. The larger insect is ♀
Fig. 3. ***Parahieroglyphus bilineatus*** Bolivar, in copulation on the ground. The larger insect is ♀
Fig. 4. Same as Fig. 3. Portion of the interlocked genitalia enlarged. Upper part is ♀ abdomen; lower part ♂

Über den Brutpflegeinstinkt sozialparasitischer Ameisenweibchen

Von

Karl Hölldobler, Ochsenfurt

Im Wasmann-Festband des Zool. Anzeigers 1929 bringt Eidmann in seinem Beitrag auch eine Untersuchung über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa*. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Weibchen von *rufa* nicht nur die Fähigkeit, ihre Kolonien selbst zu gründen, eingebüßt haben, sondern auch den Brutpflegeinstinkt völlig verloren haben, obwohl dieser bei ihren Nachkommen voll entwickelt ist. Er vertritt dann die Theorie, daß dieser Instinkt der Arbeiterinnen über Männchen vererbt wird, die aus Eiern von Arbeiterinnen entstehen. Eidmann geht so weit, damit auch die Vererbung morphologischer Charaktere der Arbeiterinnen zu erklären. Ich bin in der Arbeit 1936 schon dem Eidmannschen Standpunkt entgegengetreten. Da Eidmann ausdrücklich durch die Theorie auch die Vererbung morphologischer Charaktere der Arbeiterinnenkaste erklären will, erledigt sich die Beweiskraft seiner Theorie von selbst, da diese Charaktere z. B. bei *Solenopsis fugax* besonders ausgeprägt sind, deren Arbeiterinnen keine Eier legen können und daher nicht in der Lage sind, unter Umgehung der Weibchen Eigenschaften zu vererben. Außerdem genügen die Eidmannschen Beobachtungen nicht, um den *Rufa*-Weibchen jeden Brutpflegeinstinkt abzusprechen, da dieser bei sozialparasitischen Weibchen nur insoweit aktiviert werden muß, als es bei der gegebenen Art der Kolonien notwendig wird.

Da Eidmann aber in einer späteren Arbeit (1943) ausdrücklich seine Annahme aufrecht erhält, ist es notwendig, nochmals auf die Fragen einzugehen.

Eidmann hat seine Beobachtungen an *Formica rufa rufopratensis* (wohl *major*) gemacht. Er spricht in seinem Versuchsprotokoll ausdrücklich vom „Eipaket", das das Weibchen hatte, nachdem es im Formicar Eier gelegt hatte. Nun, schon aus dieser Mitteilung erhellt, daß man nicht von einem völligen Fehlen des Brutpflegeinstinktes sprechen kann. Das Weibchen muß ja die Eier zu einem Eipaket vereinigt haben, da sie sonst zerstreut im Nest herumlägen. In einer früheren Arbeit habe ich mitgeteilt, daß junge Weibchen meines Formicars von *F. rufopratensis major* in Nordkarelien sich am Bergen der Kokons beteiligten. Die Weibchen dieser Art zeigen also zweifellos Brutpflegeinstinkt. Allerdings wird dieser nur selten aktiviert, da dies für den gewöhnlichen Ablauf der sozialparasitischen Koloniengründung nicht notwendig wird. Es kommt nur hin und wieder zu Teilaktivierungen.

Auch bei Weibchen anderer sozialparasitischer Arten habe ich ähnliche Beobachtungen gemacht, so bei *Lasius umbratus* und *Lasius fuliginosus*. Ich berichte darüber in einer anderen Arbeit genauer. Die Weibchen beider

Arten zeigen zwar keine systematische Brutpflege, wie junge Weibchen selbständiger Arten, sie zeigen aber immer wieder Teilaktivierungen des Brutpflegeinstinktes.

Doch nun zur Annahme EIDMANNS, daß der Vererbung der Brutpflegeinstinkte durch Arbeiterinnensöhne eine besondere Bedeutung zukäme. Es sei bemerkt, daß diese Theorie nicht etwa durch EIDMANN erstmalig in der Myrmecologie aufgestellt wurde, sondern daß sie schon wiederholt zur Erklärung schwerverständlicher Erbgänge bei Ameisen herangezogen wurde. Ich verweise hier besonders auf WASMANNS „Gastpflege der Ameisen" (S. 32). Allerdings verwendet WASMANN die fakultative Parthenogenese von Arbeiterinnen zur Erklärung einer Vererbungsmöglichkeit von Eigenschaften, die die Arbeiterinnen erworben haben und deren Vererbung durch die Königin nur schwer denkbar ist. Die Symphilie-Instinkte, auf die ich in einer anderen Arbeit genau eingegangen bin, können ja nur von Arbeiterinnen erworben sein. Diese Symphilie-Instinkte könnten nur durch Söhne der Arbeiterinnen dem Erbgut der Art zugeführt worden sein.

EIDMANNS Verwendung der WASMANNschen Hypothese von der Bedeutung parthenogenetischer ergatogener Männchen für die Vererbung weicht dadurch ab, daß er sie nicht zur erblichen Fixierung einer von Arbeiterinnen erworbenen Eigenschaft heranzieht, sondern sie zur Erklärung von Instinktdifferenzen zwischen Weibchen und Arbeiterinnen, welche sich durch Verlust eines ursprünglich auch beim Weibchen vorhandenen Instinktes ergeben. Ich habe gezeigt, daß der Brutpflegeinstinkt tatsächlich aber bei diesen Weibchen vorhanden ist, daß er aber nur selten und nur teilweise aktiviert wird, weil er von anderen Instinkten überlagert und gehemmt wird. Selbst wenn aber der Brutpflegeinstinkt überhaupt nicht erkennbar wäre, wäre es überflüssig, nach einer Brücke zur Erklärung der Instinktdifferenzen der Kasten und ihrer Vererbung zu suchen. Der Instinkt wäre trotzdem latent in den Weibchen vorhanden. Aus dem Erbgut der Weibchen konnte er nicht verloren gehen, da sein wenn auch latentes Vorhandensein für die Erhaltung der Art notwendig ist. Erst wenn eine Art dauernd sozialparasitisch wird, kann sie sich auch unter Verlust des Brutpflegeinstinktes erhalten *(Strongylognatus testaceus, Epimyrma* GÖSSWALDI usw.). Diese dauernd sozialparasitischen Arten zeigen dann aber bei den Weibchen und bei den Arbeiterinnen parallelgehende Instinktgenerationen.

Instinktdifferenzen zwischen verschiedenen Kasten sind bei den Ameisen nichts Absonderliches und wir brauchen für diese Differenzen keine sich eigens einschaltenden Vererbungstiere anzunehmen. Die Instinktdifferenzen der Kasten sind Arteigentümlichkeiten, die im Erbgut der Art begründet sind. Die Erklärung ihrer teilweisen Latenz macht keine größeren Schwierigkeiten wie die Annahme einer Vererbung von Eigenschaften durch Männchen, die bei diesen auch nicht manifest werden. Wenn die Arbeiterinnensöhne die Ursache für die Erhaltung des Brutpflegetriebes bei den Arbeiterinnen einer sozialparasitischen Art wären, wäre nicht einzusehen, warum dann der Brutpflegebetrieb durch diese Männchen nicht auch wieder auf die jungen Weibchen übertragen werden sollte, die so gut Enkelinnen von Arbeiterinnen sein könnten wie Arbeiterinnen selbst.

Zusammenfassung

1. Bei den temporär sozialparasitischen Arten *F. rufopratensis, Lasius fuliginosus, Lasius umbratus* ist bei den jungen Weibchen der Brutpflegeinstinkt nachzuweisen. Es kommt aber nur zu Teilaktivierungen dieses Instinktes, da er durch andere dominante Koloniengründungsinstinkte überlagert ist.
2. Die Annahme Eidmanns, daß die Arbeiterinnen solcher sozialparasitischer Kolonien ihre Brutpflegeinstinkte auf dem Umweg über ergotogene parthenogenetische Männchen vererbt bekämen, ist irrig. Aus dem Erbgut der Weibchen konnte der Brutpflegeinstinkt nicht verloren gehen, solange sein Auftreten bei der Arbeiterkaste für die Arterhaltung notwendig war.
3. Den ergotogenen Männchen kommt keine besondere Bedeutung zur Erklärung der Vererbung instinktlicher und morphologischer Differenzen zwischen Weibchen und Arbeiterinnen zu, da diese Differenzen gerade bei den Ameisenarten sehr groß sind, deren Arbeiterinnen ganz fortpflanzungsunfähig sind.

Literaturverzeichnis

Eidmann, H., 1929: Die Koloniengründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchung über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa L.* Zool. Anzeiger, Wasmann-Festbd.
— — 1943: Die Überwinterung der Ameisen. Z. f. Morphologie u. Ökologie der Tiere, 39. Bd., 2. Heft.
Höllidobler, K., 1936: Beiträge zur Kenntnis der Koloniengründung der Ameisen. Biol. Zentralbl. Bd. 56, H. 5/6.
— — 1944: Über die forstlich wichtigen Ameisen des nordostkarelischen Urwaldes. Z. f. ang. Ent. Bd. 30, H. 4.
— — 1944: Zur Biologie der *Formica*-Arten. Z. f. ang. Ent. Bd. 30, H. 4.
— — 1948: Über ein parasitologisches Problem. Z. f. Parasitenkunde Bd. 14.
Wasmann, E., 1920: Die Gastpflege der Ameisen. Gebr. Bornträger, Berlin.

Fußnote: Bemerkenswert ist, daß in meiner Formicarkolonie *Strongylognatus testaceus* und *Tetramorium caespitum* mit Königinnen beider Arten die Säbelameisen die Rasenameisenkönigin sehr eifrig belecken und umgeben, ja ganze Knäuel um sie bilden. Dieser Trieb muß also für die parasitische Koloniengründung dieser Art noch wichtig sein.

Die Tachine *Carcelia processioneae* Rtzbg. als Parasit des Kiefernprozessionsspinners *Cnethocampa pinivora* Tr.

Von

Hellmuth Gäbler, Spechtshausen

Mit 3 Abbildungen

Der Kiefernprozessionsspinner *Cnethocampa pinivora* Tr. tritt seit 1947 auf größerer Fläche im Gebiete des Kreisforstamtes Hoyerswerda sehr stark auf. Bei dieser Gelegenheit wurden aus den bei der Streusuche nach Kieferninsekten gefundenen Prozessionsspinnerpuppen bereits 1948/49 einige Tachinen gezogen, deren Bestimmung durch Herrn Kollegen Prof. Dr. W. Hennig, Berlin, ergab, daß es sich um *Carcelia processioneae* Rtzbg. handelte. Diese Diagnose wurde 1950 an zahlreicherem Material von Herrn Dr. F. van Emden, London, bestätigt. Beiden Herren sei hierdurch herzlichst für ihre Bemühungen gedankt.

Bisher waren nur wenige Parasiten von *Cnethocampa pinivora* Tr. bekannt. So führt Baer als einzige in diesem Schädling parasitierende Tachinenart *Lydella nigripes* Fall. an. Ferner wird als Parasit des Eichenprozessionsspinners *Cnethocampa processionea* L. *Carcelia excisa* Fall. erwähnt. Da die *Carcelia*-Arten aber sehr schwer zu unterscheiden sind und die Art *Carcelia processioneae* Rtzbg. erst spät als gesicherte Art galt, wäre es möglich, daß es sich vielleicht bei der beim Eichenprozessionsspinner beobachteten Art ebenfalls um letztere gehandelt hat, zumal Ratzeburg sie in dieser Schmetterlingsart fand. Die hier behandelte Art ist bisher nur selten aufgetreten, deshalb seien hier kurz einige Beobachtungen mitgeteilt.

Nachdem, wie bereits erwähnt, schon im Winter 1848/49 einige Exemplare dieser Art gezogen worden waren, trat sie 1949/50 vermehrt auf. Bei dem im Herbst eingetragenen *Cnethocampa pinivora*-Material fanden sich in ausgefressenen Präpuppen Larven dieses Parasiten. Sie verpuppten sich größtenteils im Dezember-Januar, allerdings im ungeheizten, frostfreien Zimmer. Das Schlüpfen der Fliegen begann im März und zog sich bis Anfang Juni hin. Vereinzelte Larven waren auch Ende Mai noch nicht verpuppt. Es wurde in jeder Vorpuppe nur eine Tachinenlarve gefunden. Natürlich ist anzunehmen, daß das Schlüpfen der Fliegen im Freiland wahrscheinlich etwas später erfolgt, doch wird der Schlüpfbeginn im Freiland Anfang Mai vermutet, da ja bis zum Ausreifen der Fliegen auch genügend größere Prozessionsspinnerraupen zur Verfügung stehen.

Der Befall der Kiefernprozessionsspinner durch diesen Parasiten betrug 1949/50 fast 10%. Also trat diese Fliege in den Befallsgebieten dieses Schädlings verhältnismäßig häufig auf. Sie war bisher der einzige Parasit, der vom Verfasser hier gefunden werden konnte. Die Eiablage konnte noch nicht beobachtet werden, doch wäre interessant festzustellen, ob die Eier ebenso, wie dies bei zwei anderen *Carcelia*-Arten

beobachtet wurde, gestielt sind, übrigens eine Eiform, wie sie nur bei *Carcelia* vorkommt.

Die Larven werden 1,1 bis 1,2 cm lang, sind weiß und haben im letzten Larvenstadium den in Abbildung 1 wiedergegebenen Mundapparat. Ein dunkelbraunes Stigmenpaar (Abb. 2) liegt am Hinterende. Die Hinterstigmen sind denjenigen der Nonnentachine *Parasetigena segregata* Rond. sehr ähnlich. Ein jedes besitzt drei langgestreckte, nur schwach gebogene Schlitze. Das vordere Stigmenpaar ist nur schwer zu sehen. Es mündet in einigen wenigen (wohl nur drei Stück) Knospen, deren Zahl an den vorliegenden Präparaten leider nicht genau erkennbar war.

Abb. 1. Mundapparat von *Carcelia processioneae* Rtzbg. 25 mal vergr.

Abb. 2. Hinterstigma der Larve von *Carcelia processioneae* Rtzbg. 25 mal vergr.

Es wurden zahlreiche Verpuppungen beobachtet, die meist frei im Boden erfolgten. Seltener verpuppt sich die Larve in der Vorpuppe des Wirtes. 7,5 bis 9,5 beträgt die Länge des Fliegentönnchens, das anfangs hellrötlich-braun, später dunkelrot-braun gefärbt ist und meist stark glänzt. Die beiden dunkelgefärbten hinteren Stigmen liegen dicht nebeneinander (Abb. 3 a). Ventralwärts von ihnen befindet sich, nur wenig sichtbar, als dünner horizontaler Strich eine Narbe. Sie kann allerdings gelegentlich auch etwas breiter sein. Am Vorderende liegen die Vorderstigmen (Abb. 3 b) auch auffällig dicht beieinander. Die Mundnarbe ist verhältnismäßig wulstig und glänzt meist intensiv.

a b

Abb. 3.
a) Hinterende des Puppentönnchens von *Carcelia processioneae* Rtzbg. 4 mal vergr. b) Vorderende des Puppentönnchens von *Carcelia processioneae* Rtzbg. 4 mal vergr.

Es ist anzunehmen, daß die Tachine eine einjährige Generation hat. Wenn die Generation des Kiefernprozeßspinners auch zweijährig ist, so finden die Tachinen doch meist in jedem Jahre Wirtsraupen, da gewöhnlich zwei verschiedene Stämme nebeneinander herlaufen, von denen der eine als Ei, der andere als Puppe überwintert. Die Eier liefern dann im Frühjahr Raupen. Allerdings ist meist ein Stamm stark, der andere schwach, so daß die Tachinen während einer Massenvermehrung nur jedes zweite Jahr genügend Wirtstiere haben, vorausgesetzt, daß die Tönnchen nicht überliegen, was aber kaum anzunehmen ist. Vielleicht kommt es aber daher, daß der zweite Stamm praktisch meist kaum in Erscheinung tritt, weil hier die Parasiten, die sich in einem Jahr in den zahlreichen Puppen entwickelt haben, die wenigen Puppen des nächsten Jahres noch weiter dezimieren. Auf der anderen Seite würde dies aber einer wesentlichen Vermehrung dieser Nützlinge entgegenarbeiten, da sie in den Zwischenjahren ja immer weniger Wirtstiere vorfinden würden. So müßte eigentlich im Winter 1950/51 der prozentuale Befall der Präpuppen größer sein als im verflossenen Winter, da ihre Zahl kleiner ist als im verflossenen Jahr. Es liegen hier also ungewöhnliche Verhältnisse vor, wie wir sie wohl kaum sonst bei dem Verhältnis eines Schmetterlings zu seinem Parasiten

finden. Gerade deshalb ist es wünschenswert, die Beziehungen dieser Tachinenart zu ihrem Wirtstier einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Vor allem ist wichtig festzustellen, ob sie sich auch in anderen Schmetterlingsarten entwickeln kann. In erster Linie wäre dabei an den Kiefernspinner zu denken, der oft, so auch in den letzten Jahren, mit dem Kiefernprozessionsspinner zusammen vorkommt. Sehr wahrscheinlich ist dies allerdings nicht, da sie bei der Häufigkeit des Kiefernspinners dann vermutlich auch häufiger vorkommen würde.

Aus dem Institut für angewandte Zoologie
Direktor: Prof. Dr. W. Zwölfer

Der „schwarze Nutzholzborkenkäfer", *Xylosandrus germanus* Blandf., ein neuer Schädling in Deutschland[1])

Von

Franz Groschke, München

Mit 10 Abbildungen

Dank dem Entgegenkommen der Hessischen Landesforstverwaltung war es mir möglich, die von Herrn Prof. Zwölfer bei Ingolstadt begonnenen Untersuchungen über den Eichenkernkäfer im Rhein-Maingebiet fortzusetzen.

Im Spätsommer dieses Jahres traf ich dabei im Arheilger Wald in der Nähe von Darmstadt auf einen mir unbekannten Borkenkäfer. Es war ein schwarzes, stark glänzendes Tier von etwa 2 mm Länge und 1 mm Breite, das in seinen Brutbildern stets in größerer Zahl auftrat. Es besaß eine große Ähnlichkeit mit *Xyleborus dispar*, unterschied sich jedoch von diesem außer durch die Farbe und die wesentlich zierlichere Gestalt durch eine den Flügeldeckenabsturz umgrenzende feine, kielartig erhabene Linie, die sich nach vorn auf den 7. Flügeldeckenzwischenraum fortsetzt.

Da es sich zweifellos um einen dem *Xyleborus dispar* nahestehenden Holzbrüter handelte, lag die Vermutung nahe, daß diese schwarzen Käfer ausnahmslos Weibchen einer etwas fragwürdigen Art sein könnten. Nach längerem Suchen fanden sich denn auch ganz vereinzelt in einigen Brutbildern heller oder dunkler kaffeebraune Käfer, die den schwarzen im Körperbau glichen, jedoch wesentlich kleiner waren als diese, nur etwa ein Achtel ihrer Körpergröße besaßen. Da in einigen wenigen Fällen je ein schwarzer und brauner Käfer in Kopula angetroffen wurde, war die Beziehung zwischen beiden verschiedenen Tieren sogleich geklärt.

Wie bei *Xyleborus dispar* waren auch die hier gefundenen Männchen flugunfähig, und da sich inzwischen herausstellte, daß gegenwärtig keine mehr in den Brutbildern auftreten, müssen sie sehr kurzlebig sein.

Während so der mir neue Borkenkäfer hinsichtlich seiner Gestalt und des außerordentlich stark ausgeprägten Geschlechtsunterschiedes, wie schon erwähnt, weitestgehende Ähnlichkeit mit *Xyleborus dispar* zeigte, zwangen seine Brutbilder zu einem Vergleich mit denen des *Xyleborinus saxeseni*. Wie bei diesem waren es „Familiengänge", verhältnismäßig geräumige Höhlen, in denen jeweils eine ganze Sippschaft zusammenlebte, Weibchen, Männchen, Puppen und Larven. Während sich jedoch bei *Xyleborinus saxeseni* der

[1]) Anm.: Vortrag, gehalten anläßlich der Tagung der Deutschen Gesellsch. f. angew. Entomologie zu Frankfurt a. Main, am 27. Oktober 1952.

Abb. 1. Brutbild von *Xylosandrus germanus* Blandf.

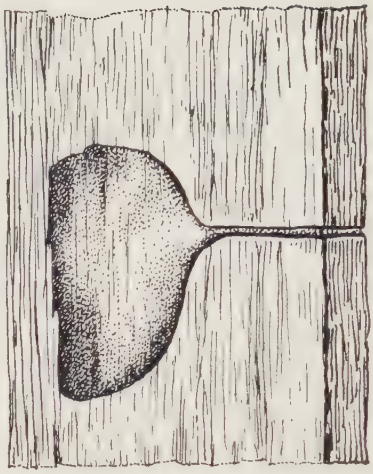


Abb. 2. Brutbild von *Xyleborinus saxeseni* Ratz.

(Abb. 1 u. 2: Vergr. 2:1)

eigentliche Wohn- oder Brutraum verhältnismäßig tief im Holze befindet, so daß zu ihm ein wenigstens einige Millimeter langer Gang durch Rinde und Holz führt, lagen die Bruträume des neuen Käfers direkt unter der Rinde, großenteils ohne jeden Zuführungsgang durch das Holz selbst. Die Imagines der beiden Arten zeigten jedoch im Gegensatz zu ihren Brutbildern keinerlei Ähnlichkeit.

Mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln konnte ich feststellen, daß es sich bei dem neuen Tier um einen Vertreter der Gattung *Xylosandrus* handelte, die in Deutschland bislang unbekannt war, und von der in Mitteleuropa überhaupt erst eine Art, nämlich *Xylosandrus morigerus* BLANDF., in Österreich und Böhmen in Gewächshausorchideen gefunden worden ist. Herr WICHMANN, der Borkenkäferspezialist der Bayer. Zoologischen Staatssammlung, bestimmte den Käfer dann als *Xylosandrus germanus* BLANDF. Da diese Diagnose von großer Bedeutung war, wurde zur Sicherung eine Anzahl Männchen und Weibchen an Dr. BRITTON nach London gesandt, damit sie mit den in der Sammlung des Britischen Nationalmuseums befindlichen Typen BLANDFORD's verglichen würden. Vor kurzem traf von Dr. BRITTON die Bestätigung der Diagnose WICHMANN's ein.

Xylosandrus germanus wurde 1894 von BLANDFORD aus Japan beschrieben, ist in Ostasien jedoch auch weiter über Formosa und Korea verbreitet. Das Tier ist in seiner Heimat als Parasit einer großen Zahl bei uns unbekannter Laubholzgewächse, darunter auch des Teestrauches berüchtigt, wird dort jedoch auch an Erle, Hainbuche und Maulbeerbaum gefunden.

1932 wurde der Käfer in Gewächshausreben auf Long Island erstmals in den Vereinigten Staaten von Nordamerika beobachtet. Von hieraus hat er in kürzester Zeit einen gewaltigen Siegeszug in das Landesinnere angetreten. Bereits 1941, also nur 9 Jahre nach seiner Entdeckung, hatte er sich im neuen Siedlungsgebiet als Freilandparasit an Ahorn, Buche, Eiche, Hickorynußbaum und Ulme durchgesetzt, ja er wurde sogar bereits als einer der häufigen Überträger des *Graphium ulmi*, des bekannten Erregers des

Ulmensterbens, aus vier Staaten gemeldet, darunter auch aus Ohio, etwa 1000 km von Long Island entfernt.

Nach amerikanischen Angaben kann *Xylosandrus germanus* im Jahre in 2—3 Generationen auftreten, wobei die Weibchen zur Gründung der ersten das Brutmaterial Anfang Mai anfliegen. Nach meinen bisherigen Beobachtungen glaube ich jedoch annehmen zu müssen, daß dieser Termin für unsere Verhältnisse nicht zutreffend ist, sondern daß *Xylosandrus germanus* ebenso wie *Xyleborus monographus* und seine Verwandten ein Frühschwärmer sein dürfte, der bereits Ende März, Anfang April zum erstenmal zum Brutgeschäft schreitet. Die Weibchen fressen und kriechen nämlich auch jetzt bei den teilweise bereits recht niedrigen Außentemperaturen noch umher, so daß sie allem Anschein nach zur Erledigung ihrer Lebensfunktionen keiner besonders hohen Temperaturen bedürfen. Da sie zudem bereits seit etwa einem Monat voll ausgefärbt und begattet sind, wäre es unverständlich, wenn sie als ausgesprochen „Spätschwärmer" aufträten.

Die Eiablage zieht sich über längere Zeit hin, während anderseits die Entwicklung eines Einzelkäfers unter günstigen Bedingungen in etwa fünf Wochen beendet sein kann. So ist es verständlich, daß man etwa ab Mitte Juni in den einzelnen Brutbildern den Käfer in allen Entwicklungsstadien antrifft, und daß es dann im unkontrollierten Freilande nicht mehr möglich ist, die einzelnen Generationen auseinanderzuhalten.

Als Brutmaterial dient im wesentlichen kränkelndes, noch unbesiedeltes Holz, doch nehmen die fortpflanzungslustigen Weibchen gelegentlich auch bereits von Artgenossen bewohntes an, und in zwei Fällen wird davon berichtet, daß in stark verseuchten Befallsgebieten angeblich auch gesunde Ulmen angegriffen worden sind. Die Tiere machten dabei keinen Unterschied zwischen Stamm- und Astholz und besiedelten an einzelnen Stellen sogar mit besonderer Vorliebe Stockausschlag von Ulmen. Im Arheilger Walde habe ich sie bis jetzt nur in Stöcken der letzten Winterfällung gefunden, und zwar in solchen von Eichen und Buchen. Besonders bemerkenswert erscheint mir dabei die Tatsache, daß sich die Tiere in Eichenstöcken ausschließlich in berindeten Parien eingebohrt hatten, während sie sich in die Buchenstümpfe vorzugsweise von der Schnittfläche her eingearbeitet hatten, wie man das öfters auch bei *Xyleborus dispar* und *Xyleborinus saxeseni* feststellen kann. Die beiden Letztgenannten tun dies allerdings auch bei Eiche, was zweifellos damit zusammenhängt, daß sie viel tiefer ins Holz eindringen, ehe sie ihr eigentliches Brutsystem anlegen. Während nämlich Buchenstöcke sehr lange Zeit bis dicht unter die Schnittfläche feucht bleiben, trocknen Eichenstümpfe außerordentlich schnell bis in ziemliche Tiefe hinein aus, so daß hier *Xylosandrus germanus* bei seiner Gewohnheit, den Brutraum direkt unter der Holzoberfläche anzulegen, für seine Nachkommenschaft keine geeigneten Lebensbedingungen vorfände. Nach amerikanischen Angaben benötigt der Käfer sehr viel Feuchtigkeit, so daß er einmal sogar untergetauchte Ulmenäste besonders stark befallen hat. Seine Vorliebe für einen hohen Feuchtigkeitsgehalt im Holz kommt zweifellos auch darin zum Ausdruck, daß er im Arheilger Befallsgebiet am stärksten besonders nasse Stöcke in schattigen Lagen besiedelt hat, während er trockene Stümpfe und sonnige Plätze mied.

Es ist dies wohl sicher ursächlich darauf zurückzuführen, daß der Pilz, den *Xylosandrus germanus* züchtet, entsprechende Umweltbedingungen braucht. Bei diesem scheint es sich um einen von den Pilzen unserer einheimischen Holzbrüter wesentlich verschiedenen Organismus zu handeln. Wie schon die amerikanische Literatur berichtet, verfärbt er nämlich das Holz sehr viel weiter schwarz, als dies von den Pilzen unserer bekannten Pilzzüchter zu beobachten ist. In einem Fall konnte ich außerdem mit bloßem Auge Pilzhyphen erkennen, die von dem Wandbelag eines noch bewohnten Brutraumes des *Xylosandrus germanus* aus in das umgebende Holz vorstießen, während bei den Pilzen unserer Pilzzüchter eine Strangbildung nur in den Bohrgängen der Käfer selbst auftritt, sofern diese nicht mehr besiedelt sind.

Die Tatsache, daß *Xylosandrus germanus* bei uns vorerst nur in Stockholz gefunden worden ist, darf nun nicht dazu verleiten, dem Tier gleichgültig gegenüberzutreten. Die wenigen eigenen Beobachtungen, von denen ich berichten konnte, erstrecken sich ja lediglich auf die Umstände beim ersten Auffinden des Tieres in Europa und einige vortastende Untersuchungen, wie sie in der kurzen Zeit, die seitdem erst vergangen ist, auch noch nicht eingehender sein können. Dazu muß vor allem betont werden, daß der Käfer in der bereits weit vorgerückten Jahreszeit außer in Buchenstöcken nur sehr schwer aufzufinden ist, da kein Bohrmehl seine Einbohrstellen mehr verrät. Die Bohrlöcher selbst besitzen jedoch einen Durchmesser von nur einem Millimeter, so daß sie einzeln nur allzuleicht übersehen werden. Ich bin überzeugt, daß auch im Arheilger Wald bereits Astholz von dem Schädling befallen ist.

Seine Bedeutung kann nur nach dem bemessen werden, was bereits aus der ausländischen Literatur von ihm bekannt ist. Danach handelt es sich, wie die vorangegangenen Ausführungen in Kürze gezeigt haben, um einen außerordentlich polyphagen Laubholzparasiten, der in wirtschaftlicher Hinsicht wohl ebenso mit *Xyleborus dispar* und *Xyleborinus saxeseni* zu vergleichen ist wie bezüglich seines biologischen Verhaltens. Während er im Forstbetriebe wohl nur in Laubholzkulturen und in Pflanzgärten fühlbar schädlich werden dürfte, bedeutet er für den Obst- und Weinbau ebenso wie für Gewächshausbetriebe eine Gefahr, die nicht hoch genug eingeschätzt werden kann, zumal noch nicht abzusehen ist, wie sie sich unter den verschiedenen in Europa gegebenen klimatischen Bedingungen ausweiten kann.

Es muß deshalb erste Forderung sein, *Xylosandrus germanus* sofort wieder auszurotten, oder wenn dies nicht mehr möglich sein sollte, ihn zumindest auf engstem Raum beschränkt zu halten. Gegenwärtig hat er im Arheilger Walde ein Gebiet von mindestens 300 ha besiedelt, in dem er vielleicht noch unter Kontrolle gehalten werden kann. Er dürfte sehr wahrscheinlich 1951 am Rangierbahnhof Darmstadt-Kranichstein Fuß gefaßt haben und dann von hier aus in nordöstlicher Richtung gegen Messel zu vorgestoßen sein. Dabei hat er zwischen diesen beiden Orten bereits den Arheilger Wald in seiner ganzen Breite von nahezu 3,5 km durchquert.

Da in der Literatur keinerlei Hinweise auf eine wirkame Bekämpfung zu finden sind, ist es außerordentlich schwer, wenn nicht unmöglich, im Augenblick Vorschläge für zu ergreifende Maßnahmen zu machen. Obwohl sich Spritzen mit Rohkarbolineum gegen andere Holzbrüter als unwirksam

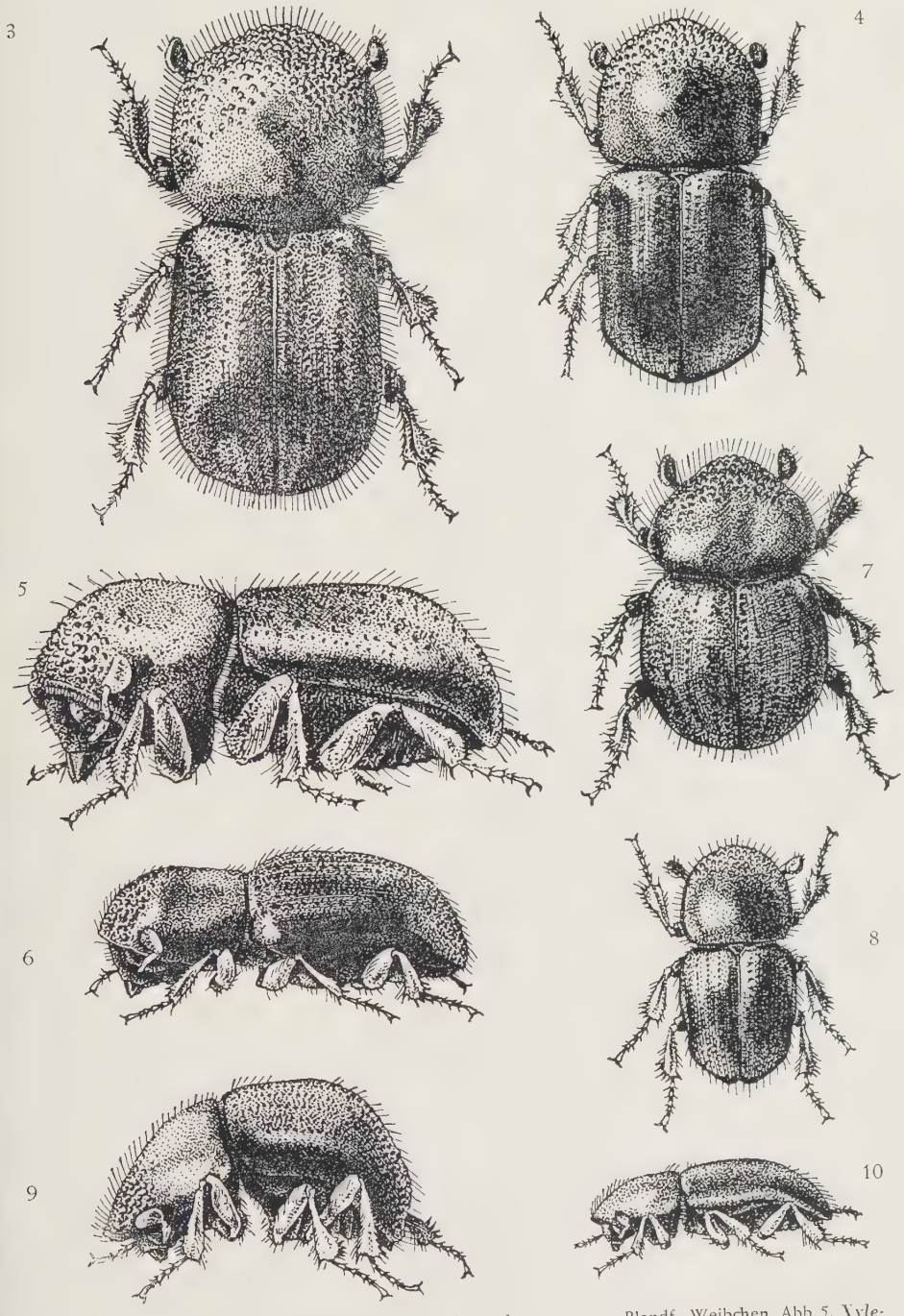


Abb. 3. *Xyleborus dispar* Fbr., Weibchen. Abb. 4. *Xylosandrus germanus* Blandf., Weibchen. Abb. 5. *Xyleborus dispar* Fbr., Weibchen in Seitenansicht. Abb. 6. *Xylosandrus germanus* Blandf., Weibchen in Seitenansicht. Abb. 7. *Xyleborus dispar* Fbr., Männchen. Abb. 8. *Xylosandrus germanus* Blandf., Männchen. Abb. 9. *Xyleborus dispar* Fbr., Männchen in Seitenansicht. Abb. 10. *Xylosandrus germanus* Blandf., Männchen in Seitenansicht. (Abb. 3—10: Vergr. 21:1)

erwiesen hat, glaube ich, daß es ratsam ist, gegen *Xylosandrus germanus* dieses Mittel nochmals zu versuchen, da es aller Wahrscheinlichkeit nach in dessen nur oberflächlich angelegte Bruträume eindringen müßte. Falls es tatsächlich die gewünschte Wirkung haben sollte, müßten damit alle verdächtigen Baumstümpfe in dem Befallsgebiet bis Mitte März gespritzt werden, nachdem dieses durch eine eingehendere Untersuchung genau abgegrenzt worden ist. Ab Mitte März müssen die Stöcke aus der heurigen Winterfällung, die ja ein sich automatisch ergebendes Fangmaterial darstellen, ständig auf Befall durch *Xylosandrus germanus* kontrolliert werden. Sobald sich solcher zeigt, muß auch alles noch im Walde befindliche Stammholz unter Beobachtung genommen werden. Sollte sich dabei herausstellen, daß auch dieses vom Käfer angenommen wird, so müßte dafür zumindest ein vorübergehendes Ausfuhrverbot aus dem Befallsgebiet erlassen werden, bis es in einer Weise behandelt worden ist, die eine Weiterverbreitung des Schädlings unbedingt ausschließt.

Diese Maßnahmen erfordern einen verhältnismäßig großen Arbeiterstab und bedeutende Geldaufwendungen. Es muß jedoch dabei berücksichtigt werden, daß es nicht allein darum geht, uns selbst wieder von einer vorläufig noch unmerklichen Plage zu befreien, sondern daß wir auch verpflichtet sind, unsere Nachbarn davor zu bewahren, bei denen sie sich unter günstigeren klimatischen Bedingungen gegebenenfalls in unabsehbarem Maße auswirken kann.

Abschließend darf ich bemerken, daß ich auch zu erfahren gesucht habe, auf welche Weise wohl *Xylosandrus germanus* in die Gegend von Darmstadt gekommen sein könnte. Dabei war es leider nur möglich, das eine Negative eindeutig festzustellen, daß er nicht mit einem Holztransport eingeschleppt worden ist, sondern daß er gewissermaßen durch „Zufall" zu uns gebracht wurde. Sollte es nun wirklich gelingen, das Tier wieder bei uns auszurotten, so bleibt doch immer die Gefahr bestehen, daß es durch einen neuerlichen derartigen „Zufall" abermals nach Europa gelangt. Es dürfte deshalb wohl angezeigt sein, alle zuständigen Kreise auch über die Grenzen der Bundesrepublik hinaus auf diesen Schädling aufmerksam zu machen, der die eindeutige Neigung zeigt, sich möglichst rasch als Weltbürger breitzumachen. Wenn jedoch ein Tier in weiterer Öffentlichkeit bekannt werden soll, so ist es erste Voraussetzung, daß es einen leicht faßlichen Namen führt. Es dürfte deshalb wohl unumgänglich sein, für *Xylosandrus germanus* einen Vulgärnamen zu prägen, und ich schlage vor, ihn wegen des augenfälligen Aussehens seines Weibchens als „Schwarzer Nutzholzborkenkäfer" zu bezeichnen.

Literaturverzeichnis

Felt, E. P., A new pest in greenhouse grown grape stems. Journ. Ec. Ent., **25**, 418, 1932.

Hoffmann, C. H., Biological observations on *Xylosandrus germanus* Blandf. Journ. Ec. Ent., **34**, No. 1, 38—42, 2 fig., 3 refs., 1941.

Aus dem Institut für Pflanzenschutz der Landwirtschaftlichen Hochschule
Direktor: Prof. Dr. B. Rademacher

Zur Biologie und Morphologie des Schwarzen Triebrüßlers *Ceuthorrhynchus picitarsis* Gyll., mit differentialdiagnostischen Angaben zur Unterscheidung der Larven von *Ceuthorrhynchus napi* Gyll., *C. quadridens* Panz. und *C. picitarsis* Gyll.

Von

Gudo Dosse, Stuttgart-Hohenheim

Mit 7 Abbildungen

Der Schwarze Triebrüßler *Ceuthorrhynchus picitarsis* Gyll. ist ein Kühlbrüter. Seine Wirtspflanzen sind Raps und Rübsen, er ist aber auch in einzelnen Exemplaren an *Sinapis arvensis*, Ackersenf und Kohlgewächsen beobachtet worden.

Die in der Literatur bekannten Daten über das Auftreten des Schädlings wurden an anderer Stelle bereits zusammengefaßt. Gleichzeitig wurde über ein verstärktes Schadauftreten in Württemberg berichtet und Ergebnisse eigener Untersuchungen über die Biologie, den Schadfraß und die Bekämpfung des *C. picitarsis* mitgeteilt (Dosse 1949 und 1951).

In den folgenden Ausführungen sollen weitere Untersuchungen über die Biologie und Morphologie des Schwarzen Triebrüßlers und seiner Larve besprochen werden.

Beim Schwarzen Triebrüßler *C. picitarsis* Gyll. sind Männchen und Weibchen in ihrer Größe verschieden. Von jedem Geschlecht wurden 100 Tiere gemessen. Die Weibchen haben eine durchschnittliche Größe von 3,212 mm, die gemessenen Werte schwanken zwischen 3,709 und 2,806 mm. Die errechnete Durchschnittslänge der Männchen beträgt 2,859 mm, bei Streugrenzen zwischen 3,222 und 2,612 mm. Tabelle 1 zeigt die Durchschnittswerte der Längenmessungen mit ihren mittleren Fehlern.

Tabelle 1
Längenmessungen von *C. picitarsis* Gyll.

	Durchschnitt mm	Mittlerer Fehler m	m%
♀	3,212	0,0287	0,896
♂	2,859	0,0325	1,136

Der Fortpflanzungsfehler liegt bei 0,0452 unter 1, die Differenz geteilt durch den Fortpflanzungsfehler beträgt 8,15. Gesicherte Unterschiede in der Größe der beiden Geschlechter sind also durch die Fehlerrechnung erwiesen.

Durch die großen Schwankungen in den gemessenen Werten überschneiden sich die Körpergrößen der kleinsten Weibchen und der größten Männchen. Die Masse der gemessenen Tiere zeigte eine Größe, die um die errechneten Mittelwerte lag. Die wenigen Zweifelsfälle wurden im vorliegenden Falle jeweils nach den Messungen

präpariert, um das Geschlecht der Tiere einwandfrei festzustellen. Trotz der statistisch gesicherten Unterschiede wird sich also beim optischen Aussortieren der Rüßler nur der größte Teil mit seinem Geschlecht sicher ansprechen lassen.

Im Laboratorium konnte das Verhalten der Tiere auf ihren Nahrungspflanzen eingehend beobachtet werden. Dazu wurden ein oder mehrere Pärchen auf eine eingetopfte Rübsenpflanze gebracht, die unter einem Glaszylinder stand. Ein Teil der Beobachtungen wurde im November 1950, ein anderer im März bzw. Herbst 1951 durchgeführt. Die eingesetzten Tiere verteilten sich sofort über die ganze Pflanze, ohne zunächst bestimmte Teile zu bevorzugen. Oft ließen sie sich ohne ersichtlichen Grund zu Boden fallen, blieben dort einige Zeit liegen, um dann aufs neue die Pflanze zu erklimmen.

Ihren Nahrungsfraß übten die Käfer in der Hauptsache an der Blattunterseite aus. Hier wurden die äußeren Ränder bevorzugt. Die Tiere durchbohrten mit ihrem Rüssel die Epidermis und ernährten sich von dem darunterliegenden Palisadenparenchym. Neben diesem Fensterfraß kam es auch vor, daß die Käfer die obere Epidermisschicht mit wegfraßen, so daß stecknadelkopfgroße Löcher in dem Blatt entstanden. Oder sie verursachten einen leichten Schabefraß.

Im Frühjahr konnte in vereinzelten Fällen ein Käferfraß auf der Oberseite der Blattspreite und an dem sich streckenden Stengel festgestellt werden. Zu Anfang des Winters fand tagelang im Laboratorium keinerlei Fraß statt, trotzdem die Käfer eifrig kopulierten. Der Käferfraß ist ohne jegliche wirtschaftliche Bedeutung.

Mit Einsetzen der Dämmerung wanderten die Käfer von ihrer Nahrungspflanze ab und verkrochen sich. Dabei hielten sich die Weibchen immer in der Nähe des Wurzelhalses auf, während die Männchen unter Bodenkrümeln in einiger Entfernung von der Pflanze übernachteten. Morgens erschienen die Männchen zuerst aus ihren Verstecken, und auch sie erst, wenn es richtig Tag war.

In den Versuchsgefäßen wurde die Kopula des Schwarzen Triebrüßlers beobachtet. Der Vorgang vollzog sich in ähnlicher Weise, wie er für *Ceuthorrhynchus napi* beschrieben wurde (DOSSE 1951). Es konnten auch mehrere Kopulationen ein und desselben Pärchens registriert werden. Bis Ausgang März fanden im Laboratorium die Kopulationen statt.

Wie schon früher ausgeführt, bevorzugt das Weibchen des Schwarzen Triebrüßlers zu seiner Eiablage die Innenseite der Blattstielbasis. Das Eigelege erinnert an das des *C. quadridens*, der aber in der Hauptsache die Unterseite der Blattstiele belegt. Zeit und Ort der Eiablage dieser beiden Rüsselkäfer sind also verschieden. Im Frühjahr können wir unter Umständen neben spät abgelegten Eiern des Schwarzen Triebrüßlers *C. picitarsis* die früh abgelegten Eier des kleinen gefleckten Kohltriebrüßlers *C. quadridens* an den Raps- und Rübsenpflanzen antreffen.

Das Weibchen des *C. picitarsis* bohrt zum Zwecke der Eiablage mit seinem Rüssel ein kleines Loch in den Blattstiel und frißt das Gewebe dicht unter der Oberfläche heraus, so daß eine kleine, flache Grube entsteht. Mit dem Kopf nach unten hängend, braucht es zu dieser Arbeit laut Laboratoriumsbeobachtungen 4—5 Minuten. Nach Fertigstellung der Eikammer dreht sich das Tier um 180°, stülpt seine Legeröhre heraus und schiebt sie in das vorher gebohrte Loch hinein. Es legt ein einziges Ei ab, während es mit den Hinterbeinen lebhafte Bewegungen vollführt. Wiederum dreht sich

der Käfer herum und stopft mit seinem Rüssel das Ei in die hinterste Ecke der Brutkammer. Dieser Vorgang wiederholt sich bei jeder einzelnen Eiablage, wobei das Ablegen des Eies und das Nachstopfen je ca. 1 Minute in Anspruch nimmt. Bis zu 12 Eiern fanden sich im Freiland in einer solchen Eikammer. Im Laboratorium kam es vor, daß die vorbereitete Eikammer zu klein war, so daß das zuletzt abgelegte Ei nicht mehr ganz hineinpaßte, sondern von außen sichtbar war.

Einige Tage nach der Eiablage reißt die Epidermis oberhalb der Eikammer auf, und das darunterliegende Palisadenparenchym wird durch die sich entwickelnden Eier an die Oberfläche des Blattstieles geschoben und verharscht. Dieses Gebilde macht den Eindruck einer Warze und ist deutlich sichtbar.

Das Ei des *C. picitarsis* ist ziemlich klein. Aus 100 Messungen wurde ein Durchschnitt von 0,540 mm für die Länge und ein solcher von 0,394 mm für die Breite errechnet. GÜNTHART (1949) gibt für die frischen Eier Maße von ca. 0,50 : 0,30 mm an. Die Farbe des Eies ist weißlich, es besitzt keinerlei Oberflächenstruktur.

Über die Larve des *C. picitarsis* liegen bisher keinerlei Unterlagen vor. Im Zusammenhang mit dem Schadauftreten des Rüsselkäfers wurden einige Untersuchungen über ihre Morphologie vorgenommen. Die Körperfarbe aller 3 Larvenstadien ist hellweis. Ihre Form macht keinen so gedrungenen Eindruck wie die des Großen Kohltriebrüßlers *C. napi,* sie ist gestreckter und wirkt zierlicher.

Im ersten Stadium ist die Kopfkapsel der Larve des Schwarzen Triebrüßlers dunkelbräunlich gefärbt, im zweiten und dritten dagegen hellgelblich. Messungen der Kopfkapselbreiten an 90 Junglarven ergaben einen Durchschnittswert von 0,362 mm. Die Hauptmasse der Kopfkapselbreiten lag zwischen 0,3 und 0,4 mm, die kleinsten betrugen 0,250 mm und die größten 0,450 mm, die Schwankungen waren also erheblich.

Von dem zweiten Larvenstadium konnten 50 Exemplare gemessen werden, deren Kopfkapselbreite im Durchschnitt 0,444 mm betrug. Die Streuung war geringer als bei den Junglarven, bis auf eine einzige Ausnahme lagen die Werte zwischen 0,4 und 0,5 mm. Die größte gemessene Kopfkapselbreite des ersten Stadiums überstieg den Durchschnitt der Breiten des zweiten Stadiums und reichte sogar in das dritte hinein. Da aber, wie schon gesagt, die beiden Larvenstadien verschieden gefärbte Kopfkapseln besitzen, lassen sie sich eindeutig ansprechen, und trotz der Überschneidungen sind die gefundenen Werte statistisch gesichert. Tabelle 2 gibt die errechneten Durchschnittswerte und ihre mittleren Fehler wieder.

Tabelle 2
Messungen der Kopfkapselbreiten

	Durchschnitt mm	Mittlerer Fehler m	m%
1. Stadium	0,362	0,007	1,9
2. Stadium	0,444	0,006	1,3
3. Stadium	0,528	0,011	2

Aber nicht nur die Werte in sich, auch der Unterschied zwischen den beiden Mittelwerten ist gesichert. Der Fortpflanzungsfehler beträgt 0,009 und die Differenz geteilt durch den Fortpflanzungsfehler $\frac{D}{m_D}$ ergibt 9.

Schwieriger gestaltet sich das Auseinanderhalten der zweiten und dritten Stadien, die mit der gleichen Kopfkapsel- und Körperfarbe nur nach ihrer

Größe geschieden werden können. Nach den 50 Messungen des dritten Stadiums betrug dessen durchschnittliche Kopfkapselbreite 0,530 mm, bei ihren äußeren Streugrenzen von 0,4 bis 0,65 mm. m% ist 2, die Ergebnisse sind also als gesichert anzusehen.

Auch beim Vergleich der Kopfkapselbreiten des zweiten und dritten Stadiums ergibt sich ein großer Unterschied. $\frac{D}{m_D}$ beträgt 6,7. Wenn auch einige Exemplare der Altlarven in den Mittelwert der Kopfkapselbreiten des zweiten Stadiums hineinspielen, so liegt doch der größte Teil der gemessenen Werte oberhalb des Mittelwertes, so daß der Unterschied zwischen den beiden Larvenstadien in bezug auf ihre Kopfkapselbreite eindeutig ist.

Die großen Schwankungen der Kopfkapselbreiten der Junglarven läßt die Vermutung eines weiteren Larvenstadiums mit der gleichen dunkelbräunlichen Kopfkapselfarbe auftauchen. Es konnten aber bisher keinerlei Häutungsreste aufgefunden werden, die den Gedanken bestätigen könnten.

Auffällig war die vollkommene Entfärbung der Kopfkapseln aller Stadien, wenn die Larven zwecks Mazeration in Kalilauge ausgekocht wurden. Im Gegensatz dazu konnte man die Larve des *C. napi* unbesorgt längere Zeit mit Kalilauge behandeln, und ihre Kopfkapseln behielten doch ihre ursprüngliche Farbe bei.

Wie schon gesagt, schlüpft die Junglarve des Schwarzen Triebrüßlers aus dem Ei mit einer bereits schwärzlichen Kopfkapsel. Bei der Umwandlung zum zweiten Stadium wird diese abgeworfen, so daß in den ersten 48 Stunden nach der Häutung Körper- und Kopfkapselfarbe völlig übereinstimmen. Dann beginnt die neue Kopfkapsel sich zu färben, es kommt aber wie auch bei der Umwandlung zur Altlarve nur zu einem gelblichen Ton.

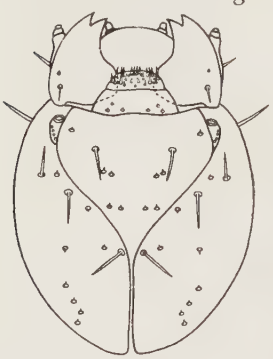


Abb. 1. Kopf der Larve von C. picitarsis

Die Form des Larvenkopfes von *C. picitarsis* ist länglich-rundlich. In Abb. 1 haben wir die Kopfkapsel in der Aufsicht vor uns. Die Beborstung ist streng symmetrisch. Jede Einzelborste ist recht kräftig ausgebildet. Auf dem Frontale der Larvenkopfkapsel finden wir nur ein Paar längere Borsten, während auf den Parietalia 4 Paare stehen. Von diesen 4 Borstenpaaren steht eins an der Außenseite der Parietalia unterhalb des großen Augenfleckes, die drei übrigen mehr auf der Wölbung des Kopfes. Außerdem ist die ganze Kopfkapsel mit einer Reihe von winzig kleinen Börstchen besetzt, die bei oberflächlicher Betrachtung wie Borstenpunkte wirken.

Es sind 2 Paar Augenflecke auf den Parietalia vorhanden. Ein Paar größerer Punktaugen liegt in der Nähe der Antennen, ein zweites, kleineres, wie eine Pigmentanhäufung wirkendes, etwas weiter nach rückwärts. In unmittelbarer Nähe dieser Pigmentanhäufung steht eine der erwähnten kräftig ausgebildeten Borsten.

Die Oberlippe der Larve des Schwarzen Triebrüßlers hat die Form eines Kreissektors. Es ließen sich auf ihr mit Sicherheit 23 Borsten ansprechen. Dorsal stehen auf jeder Seite lateral drei kräftige, verschieden lange Borsten und direkt in der Mitte, etwas weiter nach hinten verlagert, eine sehr kleine. Über den Vorderrand der Lippe hinaus ragen zwei dorsal stehende Borsten,

die von zwei winzigen flankiert sind. Die Oberseite der Lippe trägt demnach 11 Borsten. Die Ventralseite ist mit 12 Borsten besetzt, von denen zwei in der Mitte des vorderen Lippenrandes, rechts und links je drei und vier etwas nach rückwärts eingelenkt sind. Die Gesamtzahl der auf der Oberlippe gezählten Borsten beträgt demnach 23 (Abb. 2). Die stark chitinisierten Mandibeln sind in 2 Zipfeln ausgezogen. Die vordere Hälfte der einzelnen Mandibeln ist stärker chitinisiert als die hintere.

Abb. 2. Oberlippe der Larve von C. picitarsis

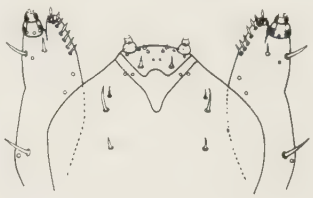


Abb. 3. Unterlippe der Larve von C. picitarsis

Die Unterlippe und die Maxillen der Larve des *C. picitarsis* (Abb. 3) gleichen in ihrer Form und ihrem Aufbau denen bei *C. napi*. Auf dem inneren Ast der Maxillen wurden 9 Messerchen gezählt, 7 fast gleich große und 2 kleinere. Der äußere, propfenzieherartig ausgezogene Ast ist mit einer Reihe von Sinnesborsten besetzt. Der Basalteil der Maxillen tägt 3 sehr kräftige Borsten. Der Vorderteil der Unterlippe ist besonders stark chitinisiert und besitzt ein größeres und 2 kleine Borstenpaare. Ventral dieser herzförmigen Chitinisierung sind 3 weitere Borstenpaare zu erkennen.

Der Larvenkörper besteht aus 13 Segmenten, die eine ähnliche Felderung aufweisen wie bei der Larve des *C. napi*. Die Beborstung ist streng symmetrisch, jede Borste steht einzeln. Auf der Oberfläche des Larvenkörpers fehlen jegliche Erhebungen, auf denen die Borsten ihren Ansatzpunkt finden. Auffällig ist die reichliche Beborstung der Larve des schwarzen Triebrüßlers auf den beiden letzten Abdominalsegmenten.

Die Larvenhaut ist opalisierend weiß, ihre Oberfläche zeigt eine besondere Struktur. Bei schwacher Vergrößerung hat es den Anschein, als wäre die Haut ganz fein und leicht punktiert. Diese Punkte stellen sich bei näherer Betrachtung als dornenartige Höckerchen von verschiedener Form heraus. Meist sind es zugespitzte schüppchenähnliche Gebilde. Die Intersegmentalfalten sind vollkommen frei von diesen Dörnchen. Auf der Bauchseite sind sie locker verteilt, lateral beginnen sie sich zu verdichten, während die Wölbung des Rückens dicht mit ihnen besät ist. In Abb. 4 ist ein kleiner Ausschnitt dieser Körperstruktur wiedergegeben.

Abb. 4. Hautstruktur der Larve von C. picitarsis

Der Schwarze Triebrüßler *C. picitarsis* befällt, wie bekannt, in erster Linie Raps und Rübsen, aber auch den Kohl. Die gleichen Kulturgewächse stellen die Brutpflanzen zweier anderer Rüsselkäfer dar, von *C. napi* und *C. quadridens*. Da die Eier und Larven aller dreier Ceuthorrhynchus-Arten unter Umständen gleichzeitig anzutreffen sind, ist es außerordentlich wünschenswert, Unterscheidungsmerkmale herauszuarbeiten, die es ermöglichen, die Larven der genannten 3 Arten mit Sicherheit anzusprechen.

C. picitarsis ist ein Kühlbrüter und beginnt mit seiner Eiablage Ende September/Anfang Oktober. Er legt seine Eier bis Ende März an der Blattstielbasis ab. Trifft man also im Winter in den Blattstielen Rüßlerlarven an, so dürften diese dem Schwarzen Triebrüßler zugehören. Schwierig wird die Entscheidung aber im Frühjahr, wenn auch *C. napi* und *C. quadridens* ihr Brutgeschäft begonnen haben, was bereits ab Mitte März geschehen kann. Ob *C. napi* an einem eingetretenen Schaden beteiligt ist, läßt sich zunächst an dem Ort der Eiablage feststellen. Der Große Kohltriebrüßler sticht bekanntlich (GÜNTHART 1949 und DOSSE 1951) die Stengel dicht unterhalb der Triebspitze an. Die Ablagestelle des einzeln abgelegten Eies ist an der Narbe des Anstiches und bei Kohlsetzlingen an der weißlichen Verfärbung des umliegenden Stengelteiles zu erkennen. Die Eigelege des *C. quadridens* dagegen finden wir wie die des *C. picitarsis* an der Blattstielbasis je nach Witterung ab Mitte März, und zwar eine größere Anzahl von Eiern in einer kleinen Grube. Spät abgelegte Eier des *C. picitarsis* sind also unter Umständen mit den ersten Frühjahrsgelegen des *C. quadridens* gemeinsam an den Blattstielen zu finden. Ort und Zeit der Eiablagen der Rüßler geben uns also nur geringfügige Hinweise über die für den Schaden verantwortlich zu machenden Schädlinge.

Für die Unterscheidung der Larven von *C. napi* und *C. quadridens* geben MEUCHE (1942) und GÜNTHART (1949) als ausreichende Merkmale die Farbe und Breite der Kopfkapseln an. Aber die Farbe und Breite der Kopfkapseln genügen nicht mehr, wenn alle 3 Rüßler im Spiele sind und man die Artzugehörigkeit der Larven bestimmen will. Tabelle 3 und 4 vermitteln eine Übersicht über die Kopfkapseln aller drei Rüßlerlarven.

Tabelle 3. Farbe der Kopfkapseln

Stadium	C. napi	C. quadridens	C. picitarsis
I	schwärzlich-braun	gelb	schwärzlich-braun
II	schwärzlich-braun	gelb	gelb
III	gelb	gelb	gelb

Man sieht, daß die Farbe der Kopfkapseln keine wesentliche Hilfe darstellt, da mindestens immer 2 Arten bei jedem einzelnen Stadium die gleiche Farbe besitzen.

Tabelle 4. Breite der Kopfkapseln in mm

Stadium	C. napi			C. quadridens			C. picitarsis
	Dosse	Günthart	Meuche	Günthart	Körting	Speyer	Dosse
I	0,386 ± 0,001	0,382 ± 0,016	0,4	0,259 ± 0,011	0,24—0,28	0,24	0,362 ± 0,007
II	0,621 ± 0,004	0,564 ± 0,023	0,6	0,364 ± 0,013	0,34—0,39	0,40	0,444 ± 0,006
III	0,829 ± 0,005	0,791 ± 0,028	0,8	0,525 ± 0,026	0,47—0,57	0,50	0,528 ± 0,011

Zieht man bei den gemessenen Durchschnittswerten der Kopfkapselbreiten die großen Schwankungen innerhalb der einzelnen Stadien in Betracht, so leuchtet ohne weiteres ein, daß es nicht eindeutig zu entscheiden ist, ob wir z. B. das 1. Stadium von *C. napi* oder *C. picitarsis* vor uns haben, auch das 2. oder 3. Stadium von *C. quadridens* und *C. picitarsis* sind danach nicht auseinanderzuhalten.

Die Beborstung der Kopfkapseln gibt uns ein sicheres Merkmal, um wenigstens *C. napi* von den beiden anderen *C.*-Arten abzutrennen. Die Kopfkapsel der Larve von *C. picitarsis* ist in ihrer Form und Beborstung der von *C. quadridens* völlig gleich. Es finden sich keinerlei Unterschiede

wesentlicher Art, nach denen sie auseinandergehalten werden können. Beide lassen sich aber einwandfrei von der Kopfkapsel aller Larvenstadien des *C. napi* unterscheiden, und zwar durch das Fehlen der äußeren hinteren Borste auf den Parietalia, auf die GÜNTHART (1949) bei *C. quadridens* bereits hinwies. *C. napi* besitzt also diese Borste, während sie bei *C. quadridens* und *C. picitarsis* fehlt (Abb. 1, 5 und 6).

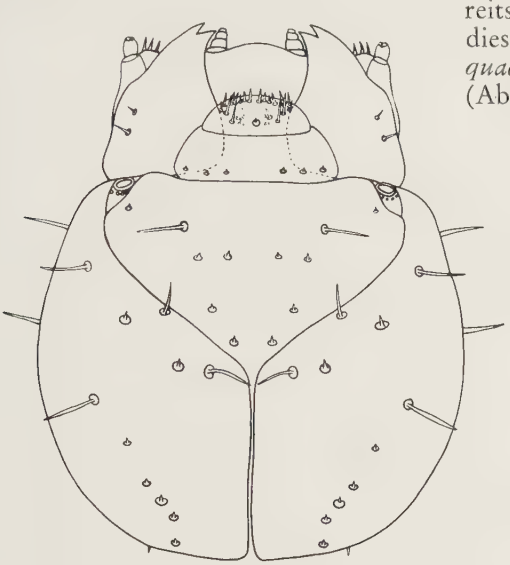


Abb. 5. Kopfkapsel der Larve von C. napi

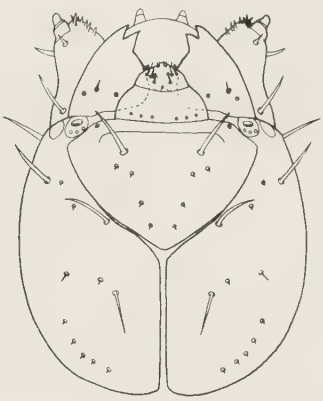


Abb. 6. Kopfkapsel der Larve von C. quadridens

Auf der Oberlippe sind bei den Larven aller 3 *C.*-Arten 23 Borsten vorhanden.. Bei gleicher Anzahl variieren aber die Borsten in ihrer Größe und Stellung zueinander, doch ist dies oft schwierig zu erkennen und nicht immer gut sichtbar zu machen. Während die Beborstung der Unterlippe bei *C. napi, C. quadridens* und *C. picitarsis* völlig übereinstimmt, finden wir einen Unterschied in der Anzahl der Messerchen am Innenast der Maxillen. *C. napi* besitzt analog seiner stärkeren Beborstung der Kopfkapsel auch hier mit 11 Messerchen die größte Anzahl, es folgt *C. quadridens* mit 10 und schließlich *C. picitarsis* mit 9 Messerchen.

Die besprochenen Unterschiede bei den Mundwerkzeugen der einzelnen Larvenarten sind zwar als Merkmale zu werten, aber erst nach eingehender, nicht immer ganz leichter Untersuchung feststellbar. Ein leicht und sicher ansprechbares Unterscheidungsmerkmal der Larven der 3 Rüsselkäferarten dagegen liegt in der Struktur ihrer Haut. Der gesamte Körper der Larven von *C. napi* ist mit warzenähnlichen Wülsten besetzt. Auf der Ventralseite sind diese kleiner und flacher, dorsal dagegen stark gewölbt. Da, wo die einzelnen Warzen am stärksten gewölbt sind, nehmen jeweils 1—2 Borsten ihren Ansatzpunkt. Diese Warzen sind auf der ganzen Larvenhaut streng symmetrisch angeordnet.

Bei *C. quadridens* und *C. picitarsis* dagegen fehlen auf der Larvenhaut jegliche Erhebungen, die Borsten stehen in einem Basalring auf der glatten Haut. Die Hautstruktur der Larve von *C. picitarsis* mit ihren schüppchenähnlichen Gebilden, die wie winzig kleine Dörnchen wirken, wurde in dieser

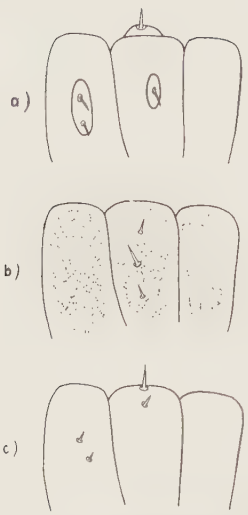


Abb. 7. Körperstruktur der Larve von a.) C. napi (Haare stehen auf Warzen); b.) C. picitarsis (Schüppchenähnliche Bedornung der Haut; c.) C. quadridens (Glatte Hautstruktur)

Arbeit bereits besprochen. Schon bei schwacher Vergrößerung läßt sich diese Körnelung ansprechen, wie man auch bei *C. napi* die Warzen auf der Larvenhaut bei schwacher Vergrößerung eindeutig erkennt. Bei *C. quadridens* dagegen haben wir eine Larvenhaut vor uns, die glänzend weiß und völlig glatt aussieht. Auch bei starker Vergrößerung läßt sich keinerlei Bedornung oder Bildung von Höckerchen sichtbar machen, nur winzig kleine Fältchen durchziehen die einzelnen Segmente. In Ab. 7 sind die Unterschiede der Körperstrukturen der Larven einander schematisch gegenübergestellt. Bei Herstellung eines Präparates ist die Seitenlage einer Larve durch ihre Krümmung gegeben. Aus diesem Grunde ist auf den Zeichnungen ein Ausschnitt der Hautstruktur bei Seitenlage dargestellt. Man erkennt bei der Larve von *C. napi* die warzenähnlichen Gebilde, bei der von *C. picitarsis* die wie Punkte wirkende Bedornung und bei der von *C. quadridens* das Fehlen von beiden. Diese Verschiedenheiten in der Ausbildung der Haut geben uns ein sicheres und eindeutiges Unterscheidungsmerkmal zwischen den Larven der 3 Rüßlerarten. Die andern genannten Unterschiedlichkeiten können als zusätzliche Hilfsmittel dienen.

Um die Larvenstruktur und die Kopfkapsel gut sichtbar zu machen, stehen dem Untersucher verschiedene Wege zur Verfügung. Frisches Material ohne vorherige Mazeration direkt oder nach Anfärben in ein Einbettungsgemisch zu verbringen, führt nicht zum Ziele, da die Eingeweide auch durch eine Faure-Lösung nicht so weit aufgehellt werden, daß die Oberflächenstruktur klar genug zu erkennen ist. Es muß unbedingt eine Mazeration durchgeführt werden. Diese kann einige Zeit nach dem Fixieren durch Kochen in einer konzentrierten Kalilauge-Lösung erfolgen, und zwar so lange, bis sämtliche Weichteile verschwunden sind. Sodann werden die Objekte gewässert, um die Kalilauge zu entfernen und angefärbt. Die besten Erfolge wurden hierbei erzielt, wenn man die Larven in Milchsäure verbrachte, der ein Schuß Farbe zugefügt worden war. Nach längstens einem Tage ist der Larvenkörper so weit gefärbt, daß eine Untersuchung möglich ist.

Eine zweite Methode zur Mazeration ist mit Milchsäure direkt gegeben. Hierbei werden die fixierten Larven in konzentrierter Milchsäure auf dem Wasserbad so lange erhitzt, bis sie völlig durchsichtig geworden sind. Einen Schuß der Farbe kann man gleich der Milchsäure beifügen.

Als beste Färbung für die Larven hat sich das Direkttiefschwarz der Firma Bayer, Leverkusen, bewährt (25 mg Farbe auf 50 ccm 96%igen Alkohol). Durch das Direkttiefschwarz treten sämtliche Einzelheiten des Larvenkörpers und der Kopfkapsel in einer schönen blauen Farbe deutlich hervor. Der Weg über die Kalilauge ist der schnellere und kann auch für Material benutzt werden, das schon längere Zeit in Alkohol fixiert war.

Zur gleichen Zeit mit den genannten 3 Rüsselkäferarten treffen wir im Raps und Rübsen noch die Larve eines anderen Schädlings an, die des Raps-

erdflohs *Psylliodes chrysocephala* L. Da der Rapserdfloh wie *C. picitarsis* ein Kühlbrüter ist, sind vom Herbst an durch den ganzen Winter hindurch seine Larven zuerst im Blattstiel und später im Stengel zu finden. Auch im Frühjahr, wenn die genannten 3 Rüßlerarten am Raps ihren Schaden verüben, gesellt sich *Ps. chrysocephala* als 4. Schädling hinzu. Seine Larve ist leicht von den Rüsselkäferlarven zu unterscheiden, sie besitzt 3 Beinpaare, die allen drei Rüßlerlarven fehlen. Außerdem ist der Kopf, das 1. Segment und die Analplatte mehr oder minder schwärzlich gefärbt, und über die Oberfläche verteilen sich regelmäßig angeordnete schwärzliche Punkte.

Zusammenfassung

Nach einigen biologischen Angaben über das Verhalten der Käfer auf ihrer Nährpflanze und ihre Eiablage wird die Larve des *Ceuthorrhynchus picitarsis* eingehend beschrieben und die wesentlichsten Erkennungsmerkmale durch Zeichnungen belegt. Folgende Unterscheidungsmerkmale zu der Larve von *C. napi* und *C. quadridens*, die unter Umständen zur gleichen Zeit mit der von *C. picitarsis* im Raps, Rübsen oder Kohl anzutreffen sind, werden herausgestellt: *C. napi* besitzt am hinteren äußeren Rand der Parietalia auf der Kopfkapsel eine Borste, die bei den Larven der andern beiden Rüsselkäferarten fehlt.

Am Innenast der Maxillen finden sich bei der Larve von *C. napi* 11 Messerchen, bei der von *C. quadridens* 10 und bei der von *C. picitarsis* 9.

Das sicherste Erkennungsmerkmal liegt in der Struktur der Larvenhaut. Der gesamte Körper der Larve von *C. napi* ist mit warzenähnlichen Wülsten bedeckt, auf denen die Haare ihren Ansatzpunkt nehmen. Die Larvenhaut des *C. picitarsis* ist mit kleinen schüppchenähnlichen Gebilden übersät, die wie winzige Höckerchen wirken. Die Larvenhaut des *C. quadridens* dagegen ist völlig glatt. Als zusätzliches Hilfsmittel bei der Bestimmung der Larven können die Farbe und die Kopfkapselbreiten dienen.

Zum Schluß werden Methoden angegeben, die eine eingehende Untersuchung der Larvenstruktur ermöglichen.

Literaturverzeichnis

Blunck, H., Krankheiten und Schädlinge von Raps und Rübsen. Forschungsd. Sonderh. **14**, 1941, 193—232.

Dosse, G., Der Große Kohltriebrüßler *Ceuthorrhynchus napi* Gyll. Biologie, Schadauftreten und Bekämpfung unter besonderer Berücksichtigung der „Gallbildung" an Kohlpflanzen. Ztschr. angew. Ent. **32**, 1951, 489—566.

— — Versuche zur Bekämpfung des Schwarzen Triebrüßlers *(Ceuthorrhynchus picitarsis* Gyll.). Anz. Schädlingskd. **24**, 1951, 146—152.

— — Starkes Schadauftreten von *Ceuthorrhynchus picitarsis* Gyll. an Raps und Rübsen in Württemberg. Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent. 2. — 4. Okt. 1949, 1951, 95—102.

Günthart, E., Beiträge zur Lebensweise und Bekämpfung von *Ceuthorrhynchus quadridens* Panz. und *C. napi* Gyll. mit Beobachtungen an weiteren Kohl- und Rapsschädlingen. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **22**, 1949, 441—591.

Heinze, K., Ein neues Einbettungsmittel für kleine Insekten, insbesondere Blattläuse. Verh. IX. Intern. Kongr. Ent. Amsterdam 1951, 1952 im Druck.

Körting, A., Über die Lebensweise des Gefleckten Kohltriebrüßlers *(Ceuthorrhynchus quadridens* Panz.) und seine Bedeutung als Ölfruchtschädling. Arb. physiol.-angew. Ent. **9**, 1942, 207—237.

Meuche, A., Untersuchungen am Rapserdfloh (*Psylliodes chrysocephala* L.) in Ost-Holstein. Ztschr. angew. Ent. **27**, 1940, 464—465.
— — Auswinterungsschäden an Ölfrüchten im Winter 1938/39. Ztschr. Pflanzenkrankh. **50**, 1940, 177—188.
— — Schädlings- und Krankheitsbekämpfung im Ölfruchtbau. Forschungsd. **12**, 1941, 176—186.
— — Zur Ökologie und Bekämpfung des Großen Rapsstengelrüßlers (Ceuthorrhynchus *napi* Gyll.). Ztschr. Pflanzenkrankh. 52, 1942, 1—29.
Speyer, W., Beitrag zur Biologie des Gefleckten Kohltriebrüßlers (*Ceuthorrhynchus quadridens* Panz.). Ent. Bl. 17, 1921, 118—124.

Phytopathologische Zeitschrift

Begründet 1930 und bisher in 19 Bänden erschienen

Herausgeber
Prof. Dr. Dr. h. c. G. GASSNER - Braunschweig
und Prof. Dr. E. GÄUMANN - Zürich

Jährlich erscheinen 8 Hefte in zwangloser Folge, 4 Hefte bilden einen Band. Jedes Heft umfaßt etwa 8 Druckbogen. Bezugspreis je Druckbogen etwa DM 2,80

Die „Phytopathologische Zeitschrift" ist das internationale Sammelorgan für die wichtigsten Arbeiten auf dem Gebiet der Phytopathologie. Für alle auf diesem Gebiet tätigen Forscher, für die Institute der Botanik, der Agrikulturchemie, für landwirtschaftliche Versuchs- und Forschungsstationen und alle Pflanzenzüchter gibt die Zeitschrift wertvolle und unentbehrliche Anregungen.

Neben Erkrankungen der Pflanzen durch Pilze und Bakterien werden Stoffwechselkrankheiten, Witterungs- und andere anorganische Ursachen, Viruskrankheiten sowie auch epidemiologische Fragen und Antibiotika behandelt.

Als neuestes Heft liegt vor: Band 20, Heft 1

Inhalt:

E. GÄUMANN, St. NAEF-ROTH und H. KOBEL: Über Fusarinsäure, ein Welketoxin des *Fusarium lycopersici* Sacc.
H. KOBEL: Untersuchungen über den Einfluß des Kupfers auf die pflanzliche Transpiration.
L. A. SCHLÜSSER: Zur Frage der Wanderung europäischer Rübenvirosen.
H. HAHN: Das Verhalten resistenter und anfälliger Leinsorten gegenüber *Colletotrichum lini* Manns et Bolley.
R. Kunz: Die Wirkungsweise von *Bacterium solanacearum* E.F.S., dem Erreger der tropischen Schleimkrankheiten des Tabaks, auf *Solanum lycopersicum* L.

Wir liefern aus:

Angewandte Botanik

Zeitschrift der Vereinigung für angewandte Botanik

Band XXVI, Heft 3/4 (Jubiläumsheft), Preis DM 16,80

Inhalt:

G. GASSNER: 50 Jahre Vereinigung für angewandte Botanik.
H. A. USCHDRAWEIT: Die Bedeutung des Tabakmosaikvirus und des Kartoffel-X-Virus für den Tomatenanbau.
U. RUGE: Ertragssteigerung bei Tomaten und Bohnen, bedingt durch eine Blütenspritzung mit Hexachlorcyclohexan.
W. SCHWARTZ: Untersuchung über die Gewinnug der Faser von *Boehmeria nivea* Hook et Arn.
K. GARBER: Beobachtungen über die Eignung ausländischer Herkünfte von Erbsen- und Bohnensorten für den Anbau in Norddeutschland unter besonderer Berücksichtigung der Verwendung für die Tiefgefrierindustrie.
U. RUGE: Über die Steigerung der Keimfähigkeit alten Saatgutes mit Hilfe von Äthylenchlorhydrin.
H. SCHANDER: Untersuchungen über umweltbedingte Eigenschaften des Samens und Keimlings von Apfel und Birne.
W. MÜLLER: Beiträge zur Nachreife und Lichtkeimung von Cruciferensamen.
Bericht über die 42. Tagung der Vereinigung für angewandte Botanik in Goslar vom 3.—7. Juni 1952

Nach siebenjähriger Unterbrechung wurde mit Band XXVI der Zeitschrift eine bewährte Tradition fortgesetzt. Den ersten beiden Heften dieses Bandes folgte in Form eines Doppelheftes soeben das oben angezeigte als Jubiläumsheft anläßlich des 50jährigen Bestehens der Vereinigung für angewandte Botanik.

Weitere Hefte erscheinen zunächst in zwangloser Folge. Alle Gebiete der angewandten Botanik sowie der ihr benachbarten Disziplinen kommen in der Zeitschrift zu Wort.

VERLAG PAUL PAREY BERLIN UND HAMBURG

Berlin SW 68 (Westberlin), Lindenstr. 44—47

Soeben erschienen:

Literatur zur HCH- und Diën-Gruppe

Liste III

Von Dr. R. RIEMSCHNEIDER und ELISABETH SCHULZEL

128 Seiten, kartoniert im Format der „Zeitschrift für angewandte Entomologie", DM 25,—

Die in der „Zeitschrift für angewandte Entomologie" in Fortsetzungen erschienene wertvolle Arbeit liegt jetzt komplett vor. Sie macht weite Kreise von Interessenten mit dem von den Verfassern bis Juli 1950 registrierten Literaturmaterial über die Insektizide der HCH- und Diën-Gruppe bekannt. Die über 3000 Titel mit Angaben von Referaten sowie von Arbeitsschwerpunkten und behandelten Insektizid-Gruppen bedeuten für Wissenschaft und Praxis eine wichtige international zu wertende Unterstützung in ihrer vielseitigen Arbeit. Der größte Teil der Literaturstellen trägt einen Hinweis, ob der Schwerpunkt der Arbeit auf chemischem, physikalischem oder biologischem Gebiet zu suchen ist.

Als erste Fortsetzung erscheint im Dezember 1952

Liste V

56 Seiten, kartoniert DM 9,60

Das Heft enthält das vom 1. Juli 1950 — 31. Dezember 1951 registrierte Literaturmaterial mit etwa 1100 Publikationen.

Krankheiten und Schädlinge im Gemüsebau und ihre Bekämpfung

Von Prof. Dr. W. KOTTE,
Direktor des staatlichen Instituts für Pflanzenschutz in Freiburg i. Br.

2. völlig neubearb. Aufl. 288 S. m. 186 Abb. und 8 Farbtafeln
kart. DM 24,—, Ganzln. geb. DM 27,—

Aus dem Inhalt:

Die wirtschaftliche Bedeutung des Pflanzenschutzes im Gemüsebau
Die Ursachen der Schäden an den Gemüsepflanzen
Die Krankheiten und Schädlinge der Gemüsearten
Die Schädlingsbekämpfung im Gemüsebau
Bestimmungsschlüssel der wichtigsten Gemüsekrankheiten und -schädlinge
Alphabetisches Sachverzeichnis

Das Buch des bekannten Fachmannes, dem wissenschaftliche Kenntnisse und praktische Erfahrung in gleichem Maße zur Verfügung stehen, wird in seiner neuen Auflage wieder für Studium und Praxis die Kenntnisse vermitteln, um Schädlinge und Krankheiten in den Gemüsekulturen zu erkennen und wirksam zu bekämpfen. Die neuesten großen Fortschritte in Chemie und Technik auf dem Gebiet des gemüsebaulichen Pflanzenschutzes sind entsprechend ihrer Bedeutung den neuzeitlichen Erfahrungen folgend behandelt und die Kapitel über dieses Gebiet gegenüber der Erstauflage beträchtlich erweitert. Auch die Fragen der Spurenelemente-Düngung fanden eine dem neuesten Stande des Wissens entsprechende Darstellung. Neben den bereits immer beachteten Schädlingen werden solche, die z. Z. besondere Bedeutung gewonnen haben, ausführlich geschildert (Kohltriebrüßler, Bohnenfliege, Bohnenkäfer u. a.). Der Text wird durch vorzügliche Abbildungen wirksam unterstützt.

VERLAG PAUL PAREY

Verlag: Paul Parey, (1) Berlin SW 68, Lindenstr. 44-47 (Westberlin). Herausgeber: Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52. Printed in Germany. Druck: Lindemann & Lüdecke, Berlin SO 36, Oranienstr. 183 (Westberlin). Erscheinungsweise: Jährlich 1 Band (4 Hefte)